HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

7098

Exchange.

May 30, 1904 - June 27, 1906.

JUN 27 1906

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

17. BAND.

MIT 33 TAFELN UND 20 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1906.

Inhalt des siebzehnten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben den 13. April 1904.

Seite

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 23. Die Mandibularhöhle der Selachier. — 24. Die Prämandibularhöhle. Von Anton Dohrn. (Mit Tafel 1—16.) 1

Drittes Heft.

Ausgegeben den 10. November 1905.

Zur Embryologie von *Pyrosoma*. Von A. Korotneff. (Mit Tafel 17—19 und 4 Textfiguren.) 295

High and low Dimorphism. With an account of certain Tanaidae of the Bay of Naples. By Geoffrey Smith. (With Plates 20, 21 and 13 figures in the text.) 312

The Structure and Development of the Nephridia of *Arenicola cristata* Stimpson. By Ralph S. Lillie. (With Plates 22—25 and one Text-figure.) 341

Note on a Gregarine (*Aggregata inachi* n. sp.) which may cause the parasitic castration of its host (*Inachus dorsettensis*). By Geoffrey Smith. (With plate 26. 406

Viertes Heft.

Ausgegeben den 12. Juni 1906.

The Cumacea of the Puritan Expedition. By W. T. Calman. (With Plates 27 and 28.) 411

Die Entwickelung von *Cunina proboscidea* Metschn. Von J. Stchelkanowzew. (Mit Tafel 29 und 30.) 433

Studies on the Development of Larval Nephridia. Part I. *Phoronis*. By Cresswell Shearer. (With Plates 31—33.) 487

Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. Per Umberto Pierantoni. (Con due figure nel testo.) 515

Einige biologische Beobachtungen und zur Abwehr. Von A. Schücking. 524

MAY 30 1904

7098

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

17. BAND.

1. und 2. HEFT.

MIT 16 TAFELN.

A BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1904.

Das 4. Heft des 16. Bandes erscheint später.

Ausgegeben den 13. April 1904.

Inhalt.

Seite

Dohrn, Anton, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 23. Die Mandibularhöhle der Selachier. — 24. Die Prämandibularhöhle. (Mit Tafel 1—16.) 1

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** in **Berlin N.W.**, Carlstraße 11.

In unserem Verlage ist erschienen:

Grundzüge
der
Mikroskopischen Technik
für
Zoologen und Anatomen
von
A. B. Lee und Paul Mayer
in Genf. in Neapel.

2. Auflage 1901.

Ein Band von VIII und 513 Seiten in Octav.

Preis broschirt **15 Mark**, in Leinwand gebunden **16 Mark.**

Aus dem Vorwort zur 2. Auflage:

Bereits nach reichlich drei Jahren ist es uns vergönnt, mit einer neuen Auflage vor das Publikum zu treten. Ich habe diese Gelegenheit zunächst nach besten Kräften dazu benutzt, allerlei Mängel der früheren Auflage zu verbessern, Fehler in den Zahlenangaben der Vorschriften oder der Citate, wie sie sich nur allzu leicht einschleichen, auszumerzen und nahezu alle Citate selber zu kontroliren. Ferner bringe ich als neu einen Überblick über die Methoden der plastischen Rekonstruktion und der sogenannten physiologischen Injektionen. Stark verändert sind die Kapitel über Fixir- und Härtmittel und die Theerfarbstoffe. Die früheren Kapitel 4 (Fixirmittel) und 5 (Härtmittel) hat bereits Lee in der 5. Auflage seines Vade-Mecum (1900) zusammengezogen, und ich bin nun bemüht gewesen, die nicht gerade leichte Materie noch besser zu ordnen und übersichtlicher zu gestalten. Die Kapitel 14 und 16 (Theerfarbstoffe für Kern und für Plasma) sind ebenfalls von mir ziemlich stark abgeändert worden. Zwar hat durch die Berücksichtigung der neuesten oft sehr subtilen Methoden, deren Zahl noch stetig wächst, ohne dass dafür ebensoviele ältere unterdrückt werden könnten, sowie durch die Beschreibung mancher fast elementarer Handgriffe, die schon der Vollständigkeit halber nicht länger fehlen durften, der Umfang des Buches um mehr als zwei Bogen zugenommen; indessen ist dank dem Entgegenkommen der Verlagsfirma der Preis unverändert geblieben.

Neapel, Zoologische Station. Paul Mayer.

Von uns ist zum ermässigten Preise von

10 Mark

zu beziehen:

C. G. Giebel
ODONTOGRAPHIE.

Vergleichende Darstellung des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbelthiere.

Ein Band in gross-Quart mit 52 Kupfertafeln. 1854.

(Ladenpreis 52 Mark.)

MAY 3[illegible] 1904

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—16.

23. Die Mandibularhöhle der Selachier.

Ich beginne mit der Darstellung der Mesodermbildung des Vorderkopfes von

a. *Torpedo marmorata.*

Schon in der 15. Studie hatte ich darauf hingewiesen, dass die Bildung von Urwirbeln bis in die Gegend der späteren Mandibularhöhle vor sich geht; in der 18. Studie habe ich von Neuem darüber gesprochen und auf die Fehler hingewiesen, die ich in der 15. Studie gemacht hatte, deren Correctur aber schon vor mir von KILLIAN und SEVERTZOW vorgenommen war; in der Hauptsache, der multiplen Somitenbildung, konnte ich aber meine früheren Angaben bestätigen und durch neue Abbildungen bekräftigen. Die Fehler bestanden im Wesentlichen darin, dass ich Theile der vordersten Seitenplatten als Urwirbel angesehen und mit den erst später gesondert zur Anlage kommenden Elementen der sog. Prämandibularhöhle verwechselt hatte.

Jetzt habe ich nun die Aufgabe, die Verhältnisse der Somitenbildung sowohl, wie die der Seitenplatten im Einzelnen zu beschreiben. — Diese Aufgabe ist nicht leicht, weil es sich dabei um Bildungen handelt, die offenbar in besonders ausgeprägtem Maße mit den allen phylogenetischen Problemen zukommenden Schwierigkeiten zu kämpfen haben: den Tendenzen der Recapitulation primitiver Structuren und der dagegen gebildeten Tendenz, diese Ursprünglichkeit schon bei ihrem Entstehen zu durchkreuzen und den definitiven Bildungen des fertigen Selachiers die Wege zu ebnen. Sind

auch diese Einflüsse allüberall in der Ontogenese zu constatiren, so machen sie sich doch da am stärksten geltend, wo die Umgestaltung am stärksten gewaltet hat — und das ist, wie wir vorher bemerkten, wohl am Vorderkopf der Fall gewesen.

Wir müssen desshalb von vorn herein darauf gefasst sein, die ursprünglichen Structuren nur noch in leisen Andeutungen zu gewahren, und mit Spuren ihrer Anwesenheit zufrieden sein; und während wir noch in der Occipitalregion den deutlichsten, z. Th. sogar typischen Urwirbeln begegneten, dürfen wir am Vorderkopf nur Ähnliches vermuthen und aus der Gestaltung der homodynamen Abschnitte des Mesoderms die Anzeichen entnehmen, dass auch hier einstmals Urwirbel bestanden, die aber durch entgegenstehende Einflüsse schon in statu nascenti auf andere Configurationen übergeleitet werden.

Dass hierfür aber eine große Wahrscheinlichkeit bestehe, und dass eine beträchtliche Anzahl solcher Urwirbel auch im Vorderkopfe bis in die Region der Mandibularhöhlenwandung und noch darüber hinaus in die der Prämandibularhöhle de facto bestanden habe, darauf lässt gerade *Torpedo marmorata* besser und sicherer, als alle anderen zu meiner Kenntnis gekommenen Selachier-Embryonen schließen — und darum stelle ich die Beschreibung dieser Befunde an den Anfang meiner vergleichenden Darstellung.

Ich habe zunächst auf das in der 18. Studie pag. 43 über die verhältnismäßige Seltenheit junger Stadien von *T. marmorata* Gesagte zu verweisen. Gerade bei Feststellung des thatsächlichen Befundes solcher ihrer Natur nach schwankenden Zustände macht sich der Mangel eines reichlichen Vergleichungsmaterials besonders geltend: was vielleicht während einer gewissen Stunde des Embryonallebens noch deutlich erhalten ist, kann in der nächsten Stunde schon so verblichen und verwischt sein, dass es dem nicht eingeweihten Auge überhaupt nicht diagnosticirbar wird; um aber eine Vollständigkeit zu erlangen, welche stündliche Veränderungen der Entwicklungsvorgänge aufweist, braucht man Dutzende von Embryonen des anscheinend gleichen Stadiums; und Selachier-Embryonen kann man nicht eben so wie Hühnchen-, Amphibien- oder auch Teleostier- und *Ammocoetes*-Embryonen durch künstliche Befruchtung nach Belieben in jedem erforderlichen Stadium beschaffen.

Zur annähernden Feststellung der Vorderkopfsomite bedarf es hauptsächlich sagittaler Schnittreihen; Quer- und Horizontalschnitte fallen wegen der früh beginnenden ventralen Beugung des

Vorderendes in der einen oder andern Weise schräg aus und können nur unter besonderen Cautelen verwendet werden.

Embryo XXXIII 279, von 1,5 mm Länge (Taf. 1 Fig. 3 u. 4), zeigt schon Spuren einer bis an die äußerste Spitze des Kopfes vordringenden Metamerisation, worüber indess erst in der nächsten Studie bei Darstellung der Entwicklung der Prämandibular-Zellmasse Näheres beigebracht werden wird. Die Chorda ist bereits vom Entoderm frei geworden bis zu einer Stelle, welche im Querschnitt etwa die Hälfte der Entfernung vom vorderen Körperende bis zur Umschlagstelle des Ectoderms auf den Dotter bildet: dort verläuft sie in die dorsale Entodermwandung und bleibt mit derselben verbunden, resp. gelingt es ihr erst in späteren Stadien, sich auch am vorderen Ende ganz aus dem Entoderm frei zu machen — worüber indess gleichfalls erst in der nächsten Studie im Zusammenhange berichtet werden wird. Neben ihr liegen die Spuren der Vorderkopfsomite, welche, vor den Occipitalsomiten beginnend, jene unregelmäßige Configuration zeigen, die es zu keiner Isolirung oder Individualisirung mehr kommen lässt. Ich habe in der 18. Studie wahrscheinlich zu machen gesucht, dass diese Unregelmäßigkeit auf einer Hemmung beginnender Furchenbildung zwischen den einzelnen, aus den Mesodermplatten hervorgehen sollenden Urwirbeln beruht: wir sahen, wie diese Hemmungen auch schon bei den großen Occipitalsomiten zur Beobachtung kamen und zur Folge hatten, dass letztere, besonders bei den Squaliden, so groß ausfielen, während bei *Torpedo* aus der homodynamen Strecke der Mesodermplatten eine größere Anzahl von distincten aber kleineren Urwirbeln hervorgeht, als die entsprechenden der Squaliden, zumal von *Mustelus*, *Heptanchus* und, — nach Braus' Darstellung — *Spinax*[1]. Wie aber die den kleineren Occipitalurwirbeln von *Torpedo* entsprechenden Bildungen bei den Squaliden aller Wahrscheinlichkeit nach unterdrückt, und die auf sie gerichtete Furchenbildung innerhalb der Mesodermplatten nicht mehr angelegt wird oder wenigstens nicht mehr zur Vollendung kommt, so werden auch bei *Torpedo* die weiter nach vorn liegenden Urwirbelbildungen gehemmt; die auf sie gerichteten Furchenbildungen, deren Dasein wohl kaum bezweifelt werden kann, verlaufen sehr unregelmäßig, und kein einziger Urwirbel gelangt zu einer so weit gediehenen Ausbildung, dass man

[1] Ich kann noch hinzufügen, dass die allergrößten Occipitalurwirbel sich bei *Galeus canis* vorfinden.

auf ihn, als auf einen unzweifelhaften Beweis exemplificiren könnte. Wer also, wie seiner Zeit Rabl, die Existenz von Urwirbeln nur da anerkennen will, wo sie mit all den Attributen der Rumpfurwirbel ausgestattet auftreten, der wird es nicht schwer finden, auch die Reste, die bei *T. marmorata* vorhanden sind, anzuzweifeln: glücklicherweise giebt es aber noch andere Motive, die einstmals vorhanden gewesene Gliederung auch des Vorderkopfes in eine beträchtliche Anzahl von Metameren anzunehmen, so dass die Rigorosität jener Rabl'schen Postulate hinfällig wird und ihrerseits stärker ins Gedränge kommt, als die auf eine Anzahl sehr bündiger Argumente gestützte Annahme, dass eine beträchtliche Zahl ursprünglich homodynamer Urwirbel auch dem Vorderkopf zukam. Das werden wir im weiteren Verlaufe dieser Darstellung erfahren.

Um diese Argumente aber zu verstehen und ihre Tragweite richtig abzuschätzen, ist es wichtig, gleich von vorn herein auf gewisse topographische Verhältnisse des Embryos in diesen Anfangsstadien hinzuweisen.

Zunächst muss man daran festhalten, dass die Medullarplatten als Verdickungen des dorsalen Ectoderms entstehen und von vorn bis hinten in gerader Richtung verlaufen. Eine Abbildung dieses Zustandes giebt Taf. 1 Fig. 5. Vorn sind die beiden Wülste der Medullarplatten am stärksten und divergiren bereits, weil das gezeichnete Stadium schon etwas älter ist. Bei jüngeren Embryonen liegen auch die vorderen Theile als sogenannte Kopfplatten in derselben Fläche, wie die hinteren Medullarwülste und bilden nach außen, d. h. dorsal, gewölbte Verbreiterungen — ein Umstand, dessen phylogenetische Bedeutung wohl noch mal zur Geltung gebracht werden wird.

Das Entoderm geht als blinder Sack bis an das Vorderende des Körpers und wird dorsal von den Medullarwülsten, genauer den Kopfplatten, bedeckt, von denen das Ectoderm in abgerundetem Winkel umbiegend bis zum Dotter nach rückwärts läuft. In diesem Ectodermsack liegt der Entodermsack, welcher den Kopfdarm bildet und anfänglich sowohl dorsal, als auch frontal an die Ectodermwandung anstößt (Taf. 1 Fig. 1—4). Ventral, d. h. also auf der Strecke, die von dem Frontalende des äußeren Ectodermsackes bis zum Dotter reicht, schmiegt sich das Entoderm nur an der vordersten Partie dem Ectodermsack so dicht an, dass es zur Berührung, ja, wie wir später sehen werden, an einzelnen Theilen zur Verschmelzung beider Zellschichten kommt (Taf. 1 Fig. 2 u. 7). Die

dorsale Nachbarschaft zwischen Ectoderm und Entoderm ist aber von Anfang an durch das Zwischenschieben der Chorda, welche aus der Entodermwand sich herauslöst, beschränkt: aus den Seitentheilen des Entoderms lösen sich die Mesodermplatten ab, und am frontalen blinden Ende des Entoderms schiebt sich eine aus dem Entoderm entstehende, etwas lockere Zellwucherung zwischen Entoderm und Ectoderm, bleibt aber im Gegensatz zu den seitlichen Mesodermplatten längere Zeit in Zellverbindung mit dem blinden Ende des Entoderms, so dass man kaum mit Bestimmtheit sagen kann: hier hört das Entoderm auf, hier fängt das Mesoderm an. (Näheres über diese Verhältnisse in der folgenden Studie.)

Bei einem Embryo von 1—1½ mm Länge ist es leicht, sich über die topographische Bedeutung dieser eben beschriebenen Bildungen ins Klare zu bringen: die medullaren Wülste bilden die dorsalen Theile, die von ihnen ausgehende Ectodermwandung, welche das abgerundete Vorderende formt, ist frontal, und wo sie nach rückwärts umbiegt, fängt die ventrale Region an. So selbstverständlich diese Auffassung der topographischen Verhältnisse des Embryos auch erscheinen mag, so unerlässlich ist es doch, sich ihrer da zu erinnern, wo es sich um einen bald eintretenden fundamentalen Vorgang der weiteren Entwicklung handelt: nämlich um den Vorgang der Hirn- oder Kopfbeuge.

Es fehlen mir nun leider für die lückenlose Beschreibung der Vorgänge, welche die Kopfbeuge bei *T. marmorata* einleiten, Stadien von 1½—2½ mm Länge. Immerhin ermöglichen es mir eine Anzahl von Stadien von 2,8—3,5 mm Länge, welche ich, sagittal geschnitten, in meinen Vorräthen besitze, einige Angaben über diesen Process zu machen und ihn in einige seiner Componenten aufzulösen.

An erster Stelle ist die Rohrbildung der Medullarwülste zu nennen, die zwar bei den Kopfplatten anfängt, aber bei den Kopfplatten auch am längsten auf ihre Vollendung warten lässt, da an der Stelle des sogenannten vorderen Neuroporus der Verschluss des ganzen Rohres am spätesten eintritt. Ob das eine für uns verwerthbare phylogenetische Bedeutung habe oder nicht, mag später erörtert werden. Die Rohrbildung der Medullarplatten ist zweifellos einer der merkwürdigsten Vorgänge der ganzen embryonalen Entwicklung der Vertebraten, und die phylogenetisch zureichenden Erklärungsgründe werden sich schwer berechnen lassen. An dieser Stelle soll dazu auch nicht der leiseste Versuch gemacht werden: begnügen

wir uns hier mit dem Factum und suchen wir es, so weit wie möglich, in seinen einzelnen Phasen an andern Arten der Selachier festzustellen, bei denen es leichter ist, ununterbrochene Entwicklungsserien zu gewinnen.

Mit der Rohrbildung gleichzeitig vollzieht sich eine langsame Beugung des vorderen Theils der Medullarplatten. Während die Seitentheile, also hier besonders die Kopfplatten, sich seitlich aufrichten, mit ihren Außenrändern sich dorsal nähern und allmählich zum Verschluss des Rohres gelangen, beugt sich die Grund- oder Bodenplatte, welche die beiden seitlichen Medullarwülste in der Mittellinie verbindet, langsam ventralwärts, in sanfter Rundung anfänglich und ohne irgend welche Knickung (Taf. 1 Fig. 7—9 *Sa*). Blieben die andern Theile des Vorderkopfes, also der vordere sackförmige Abschnitt des Entoderms und die von seinen dorsalen Seitentheilen und von der frontalen Kuppe ausgehende Mesodermwucherung, auf ihrem Entwicklungszustande stehen, so würde die Folge ein Zusammendrücken des Mesoderms besonders in der Mittelebene und den ihr benachbarten Abschnitten sein, während die Seitentheile sich nach wie vor ausdehnen könnten. Aber während sich die Medullarwülste ausdehnen und zugleich ventralwärts krümmen, nimmt auch das Entoderm an Umfang zu, und die Mesodermwucherungen wachsen. Die Folge dieser einander entgegengerichteten Wachsthumsprocesse ist erstens eine Erhebung des gesammten Embryos und damit auch seines Vordertheils über den Dotter, zweitens eine Verbreiterung des Entodermsackes, drittens eine Zusammenpressung der mittleren Partien der Mesodermwucherungen. Die Chorda dorsalis sondert sich gleichfalls an ihrem vorderen Ende etwas weiter aus der Wandung des Entoderms heraus, besonders in Folge der Ausbildung des Sinus cephalicus (Fig. 8—10 *Sin. ceph.*) — aber an dem vorderen Theil des Entoderms bleibt sie mit dessen Wandung noch lange verschmolzen, und eben so bleibt die Mesodermwucherung der ganzen Entodermkuppe und der vorderen Seitentheile derselben mit dem eigentlichen Entoderm-Epithel verbunden, so dass man hier keine bestimmte Grenze zwischen den Elementen dieser drei Organanlagen nachweisen kann. Dieser Umstand ist, wie wir in der nächsten Studie sehen werden, von großer Tragweite.

Gar keine Änderung in ihrer Lage erfahren anfänglich die frontale Partie des Ectoderms und die von ihrer Umbiegung gegen den Dotter zurücklaufende ventrale. Auch nimmt die Entfernung des frontalen Endes von der Umbiegungsstelle des Ectoderms auf den

Dotter, trotz des sonstigen Wachsthums des ganzen Embryos um ca. 1 mm, nicht zu — woraus zu folgern ist, dass die materielle Ausdehnung auch des Vorderkopfes zunächst wesentlich in Höhe und Breite geschieht.

Eine Eigenthümlichkeit des Vorderkopfes muss aber schon jetzt hervorgehoben werden: es findet nämlich zwischen der ventralen Wandung des vordersten Entodermendes und dem ventralen Ectoderm an verschiedenen Stellen Berührung statt, welche beinahe als Verschmelzung der Zellen beider Wandungen anzusehen ist (Taf. 1 Fig. 2 u. 7). Solcher Berührungs- oder Verschmelzungsstellen finden sich mehrere auf beiden Seiten der sagittalen Mittelebene und — was besonders bemerkenswerth ist, — auch auf dem vordersten Abschnitte, an dem die Grenze zwischen Entodermwandung und daraus hervorgegangener Mesodermwucherung kaum bestimmt werden kann. Diese Berührungen geschehen schon bei Embryonen von $1^1/_2$ mm Länge, werden aber später noch wesentlich deutlicher. Sie finden sich indessen nicht in regelmäßiger Zahl oder immer an derselben Stelle, auch sind sie mehrfach gerade in der Medianebene vorhanden. Mitunter scheinen sie durch Wucherung des Ectoderms, mitunter durch die Zellen des Entoderms hervorgerufen zu sein: durch einfachen auf die beiden Membranen ausgeübten Druck scheinen sie darum nicht verursacht zu werden, weil sie immer nur an einzelnen Stellen und nicht auf dem ganzen Umfange der an einander stoßenden Zellschichten vorkommen. Am besten sieht man sie auf Querschnitten, aber auch Sagittalschnitte bringen sie ausgiebig zur Anschauung. Ihre phylogenetische Bedeutung, und ob eine solche überhaupt anzunehmen, lasse ich einstweilen unerörtert.

Die Krümmung der dorsalen Theile, bei zunächst noch unverändert bleibender Richtung und Composition der ventralen, hat zur Folge, wenn es sich hier nur um eine Folge und nicht zugleich um selbständige allseitige Betheiligung aller Organanlagen an gemeinsamen Evolutionen handelt — dass der Innenraum des Vorderkopfes eine Einschränkung erfährt, von der besonders die weitere Entfaltung des Mesoderms betroffen wird. Die starke Zellenvermehrung der Medullarplatte bei gleichzeitiger sanfter Beugung der Kopfplatten ventralwärts und Aufrichtung ihrer Seitentheile dorsalwärts, wobei natürlich die an ihrem Rande in sie übergehende Ectodermwandung mit aufgerichtet wird, beschränkt die Seitentheile im Raum; eben so aber beschränkt die zunehmende Ausdehnung des Entodermlumens, also des Innenraumes des blinden Vorderdarmes,

diesen Raum zwischen dorsaler Wandung des Entoderms und Medullarbodenplatte: so können also die Mesodermgebilde, welche sich hier, wie wir zunächst annehmen wollen, eben so entfalten sollten, wie im Hinterkopf und im Rumpf, zu einer ungehinderten Entfaltung nicht gelangen. Welcher Art diese Mesodermgebilde waren, ehe sie in solche Bedrängnis versetzt wurden, können wir freilich nur vermuthen — aber wenn wir unsere Vermuthungen auf die Beobachtungen der thatsächlichen Verhältnisse, wie wir sie bei den verschiedenen Selachier-Embryonen finden, stützen, wenn wir damit vergleichen, welche Beziehungen zwischen diesen anfänglichen Anlagen des Vorderkopfmesoderms und seiner gradatim erfolgenden Umgestaltung obwalten, welche Einflüsse die räumlichen Veränderungen hierauf haben, und welche Beziehungen die peripherischen Nerven, das Centralnervensystem, die Blutgefäße und die ganze merkwürdige Gestaltung des Mundes und der Kiemenspalten zu diesen Umgestaltungen erlangen, so können wir doch sehr wahrscheinlich machen, dass die ursprünglichen Verhältnisse des Mesoderms am Vorderkopf wenig von denen abwichen, die wir am Hinterkopf und am Rumpf als Grundlage der heute dort bestehenden Zustände anzusehen haben. Solche freilich nur relativ ursprünglichen Verhältnisse bestehen aber in dem Vorhandensein dorsal gelegener Urwirbelabschnitte und ventraler Seitenplatten, wobei wir zunächst völlig davon absehen wollen, ob etwa in früheren Stadien auch noch Excretionsorgane nach Art derer in den Rumpfmetameren vorhanden waren, und ob auch an diesen vordersten Metameren die jetzt bei den Rumpfmetameren thatsächlich bestehende Vertheilung der muskelbildenden Abschnitte, der skelett- und cutisbildenden — kurz das ganze Inventar eines Rumpfmetamers in identischer Art und Weise vorhanden war. Darüber mögen spätere Erörterungen einiges Licht verbreiten.

Bestanden aber Mesodermverhältnisse, wie wir sie am Hinterkopf, ja selbst an den hinteren Abschnitten des Vorderkopfes noch heute erkennen, auch an den vorderen Abschnitten desselben, so ist es nicht schwer zu verstehen, wie sie die Anordnung erlangen mussten, die wir thatsächlich, z. B. auch an den Embryonen von *T. marmorata*, finden. Vom Rücken her durch das Medullarrohr bedrängt, vorn durch die stets zunehmende Hirnkrümmung, die schließlich eine vollkommene Kopfbeuge wird, an weiterer Ausdehnung geradezu gehindert, von innen aus durch die spätere Kiemensack- und Kiemenspaltenbildung zusammengeschoben, blieb den Me-

sodermbildungen nur eine Möglichkeit weiterer Entfaltung: sie mussten sich statt vor einander, wie die Rumpfmetameren, vielmehr über einander lagern; theils, wie die Occipitalsomite es bereits gethan, an Größe abnehmen, theils durch Aufhebung ihrer Zwischenwände mit einander verschmelzen, theils die Lagenverschiebung bis zu dem Grade ausdehnen, dass man nicht mehr sicher unterscheiden kann, welche Abschnitte des Vorderkopfmesoderms dorsal, welche ventral waren, oder mit andern Worten, was Myotom. was Seitenplatten darstellt.

Wer die Gestaltung des Mesodermabschnittes, aus dem die spätere Mandibularhöhle hervorgeht, bei Embryonen von 1—3 mm Länge aufmerksam verfolgt, der wird in den eben dargelegten Betrachtungen vielleicht einen Schlüssel zu den beträchtlichen Abweichungen finden, die sich hier, verglichen mit der Mesodermbildung des Hinterkopfes, einstellen.

Anfänglich liegen die Mesodermplatten direct unter den Medullarwülsten und den Kopfplatten; ihre seitliche Ausdehnung geht in verhältnismäßig lockerer, fast möchte ich, mit einem technisch-militärischen Ausdruck, sagen: in aufgelöster Ordnung vor sich, nur an ihrer inneren, der sagittalen Mittellinie nächst gelegenen Partie erkennt man noch Reste von Anordnung urwirbelartiger Natur, die aber nur hier und da auf eine bestanden habende Individualisation von Urwirbeln schließen lässt (ausführlicher wird dies in der Studie über die Prämandibularhöhle dargelegt werden). Das Zellmaterial der zugehörigen Seitenplatten lässt natürlich von vorn herein keine Metamerisation erkennen, und je mehr die urwirbelartige Partie dorso-ventral comprimirt wird, um so weniger ist es möglich ihren Übergang in die Seitenplattenbezirke abzugrenzen. Die Urwirbelhöhlen sind durchgehends auf ganz schmale, kaum wahrnehmbare, seitlich in die Länge gezogene Spalten reducirt, ihre dorsalen und ventralen Wandungen zeigen durch Druck schräg gerichtete Zellen, die eigentliche viscerale Lamelle, also diejenige, welche bei den Hinterkopf- und Rumpfmetameren die Muskelfasern producirt, besteht oft nur aus einer oder zwei Zellen, und es ist nicht schwer zu verstehen, dass diese viscerale Lamelle durch Druck umgebogen und in die dorsale und ventrale Urwirbelwandung übergegangen ist — wodurch es denn auch weniger auffallend wird, wenn man annimmt, dass diese beiden Lamellen sich an der später geschehenden Muskelfaserbildung der Augenmuskeln betheiligen, was in der nächsten Studie näher erörtert werden wird.

Aber nicht nur zusammengedrängt wird die gesammte Zellmasse, welche ursprünglich eine seriale Anordnung als Metameren resp. Urwirbel und Seitenplatten des Vorderkopfes darstellen sollte, sondern sie folgt auch bis zu gewissem Grade der allmählich stärker werdenden Hirnkrümmung, und ihr dorsaler Rand krümmt sich, so weit er unter der Bodenplatte des Medullarrohres liegt, genau wie dieses. Da aber diese Krümmung zuerst nur die dorsalen Theile des Vorderkopfes betrifft und von der ventralen Fläche nicht mitgemacht wird, so verschieben sich auch durch diese topographischen Veränderungen die Elemente der Mesodermsegmente und erhalten eine anscheinend radiäre Gestaltung, deren Mittelpunkt in den ventralen Abschnitten der Seitenplatten der späteren Mandibularhöhle zu suchen ist. Zu beachten bleibt aber wohl, dass durch diese Bogenkrümmung die vorderen dorsalen Theile, also die den Urwirbeln entsprechenden Abschnitte, den ursprünglich in gerader Linie liegen bleibenden ventralen Abschnitten genähert werden, so dass die zwischen ihnen sich findenden Theile der Seitenplatten eine Verkürzung erfahren. So geschieht es, dass diese Theile mitunter — auch bei *T. marmorata* — wie abgerundete Urwirbel erscheinen, was mich im Jahre 1890 dazu verleitete, in ihnen die Anfänge der Prämandibularhöhle zu erblicken, ein Irrthum, den Killian und Severtzow aufdeckten. Immerhin ist es nicht sicher, wie weit nun wiederum diese beiden Beobachter geirrt haben, wenn sie die vordersten, fast auf der ventralen Seite liegenden Abschnitte der Mandibularhöhle als Theile der Seitenplatten in Anspruch nahmen: das Zusammenschieben dorsaler und ventraler Mesodermabschnitte erreicht hier einen Grad, der es sehr zweifelhaft erscheinen lässt, ob man es mit einem ursprünglichen Urwirbel oder einem Stück der Seitenplatten zu thun hat. Orientirende Dienste leistet bei diesen Feststellungen aber fortdauernd die anfänglich in unveränderter Richtung beharrende ventrale Ectodermwandung des Vorderkopfes und bezeugt, dass das ihr zunächst anliegende, mit ihr parallel verlaufende Stück der Seitenplatten gleichfalls ventrale Bedeutung hat; wie weit also auch die Annäherung der dorsalen Abschnitte gehen mag, immer stößt sie auf ventrale Theile; und wenn diese auch mit ihnen verschmelzen, oder keine Grenze zwischen ihnen nachzuweisen ist, ihre ursprünglich ventrale Herkunft und topographisch-morphologische Bedeutung bleibt außer Frage. Und das wird sich weiterhin als bedeutungsvoll ergeben.

Die dorsalen Seitentheile dieser vorderen Mesodermabschnitte,

welche sich anfänglich unter dem Dach der Kopflappen ausbreiten, werden nun aber auch von den topographischen Umgestaltungen erfasst, sobald die Kopflappen anfangen, sich an ihren Rändern dorsalwärts aufzurichten und dabei die seitliche Ectodermwandung mit sich nehmen. Je höher diese Aufrichtung wird, um so spitzer wird der Winkel zwischen den Kopfplatten und der Ectodermwandung, um so schmaler also der Raum zwischen beiden. Die seitlichen Theile des hier befindlichen Mesoderms werden also gleichfalls comprimirt und zugleich dorsalwärts in die Höhe geführt, so dass sie auf dem Querschnitt wie Flügel erscheinen, die dem neben der Mittellinie befindlichen Körper der späteren Mandibularhöhle angesetzt sind. Wie ich schon vorher aus einander setzte, ist möglicherweise ein kleines Stück der eigentlichen visceralen Wandung der Urwirbel dieser Region durch dorso-ventrales Zusammenpressen auf die dorsale Wandung derselben übergegangen und wird durch diese weitere Lagenveränderung zwischen Kopflappen und Ectodermwandung sogar dorsalwärts höher dislocirt als alle übrigen Theile des Vorderkopfmesoderms. In den sich daran schließenden Elementen der Seitenplatten ist es nicht schwer, die Anfangselemente des späteren M. obliquus superior zu erkennen.

Aber noch einen andern auf die Configuration der Mandibularhöhlen-Elemente dislocirend und umgestaltend wirkenden Vorgang habe ich darzustellen. Er geht vom Entoderm aus.

Das Entoderm des Kopftheils ist, wie wir wissen, ein einfacher Blindsack, aus dessen dorsaler Wandung in der Mittellinie sich die Chorda differenzirt, während aus den seitlich davon gelegenen Partien die Mesodermmassen sich ablösen und als zwei verschieden dicke Membranen zwischen Entoderm und Ectoderm ventralwärts wachsen. Während der dorsale Theil dieser Mesodermmasse sich in Urwirbel segmentirt, welche mehr oder weniger deutlich von einander geschieden sind, — vgl. 18. Studie pag. 44 ff. — ist die seitliche Ausbreitung dieser beiden Mesodermplatten nicht segmentirt, sondern scheinbar unregelmäßig gelagert, und ihre Zellen sind mit einander bald so, bald so verbunden. Am äußersten ventral gelegenen Rande ihrer Ausbreitung gehen beide Lamellen jeder Seite in einander über, lassen aber die ventrale Entodermwandung völlig frei. Erst beträchtlich später erreicht ihr Wachsthum auch auf der ventralen Seite die Mittelebene, sie stoßen dann mit den geschlossenen Falten an einander, und die Lamellen beider Seiten verbinden sich

zu je einer das ganze Entoderm umhüllenden visceralen und einer außen von dieser liegenden parietalen Lamelle. Das sind bekannte Dinge, die ich aber erwähnen musste, um die nachfolgenden Processe in das richtige Licht zu rücken.

Das blinde Ende des Entoderms verschmälert sich, bleibt aber, wie wir gesehen haben, in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem von ihm ausgehenden Mesoderm. Über die weitere Entwicklung dieser äußersten Spitze des Ento- und Mesoderms wird in der nächsten Studie berichtet werden. Hier will ich mich nur mit dem Theile des Entoderms beschäftigen, der von der Umbiegung auf den Dottersack nach vorn verläuft — also dem späteren eigentlichen Kiementheil.

Anfänglich ist es überall gleich weit, und besonders seine seitlichen Wandungen laufen einander und dem Ectoderm parallel, zwischen ihnen nur die beiden Mesodermlamellen. Allmählich aber macht sich eine Veränderung bemerkbar. Unmittelbar hinter der sich verengernden Kuppe des Entoderms und in noch stärkerem Maße etwas weiter nach hinten schwillt das Lumen des Entoderms langsam an und treibt die Seitenwandung in leichter Wölbung gegen das Ectoderm. Die vordere Anschwellung richtet sich etwas schräg, so dass ihre größte Breite dorsal- und frontalwärts liegt, während die hintere, ausgedehntere sich mehr auf die Seitentheile ausbreitet, welche in leichter Wölbung gegen das Ectoderm sich richten, wie auf Horizontalschnitten zu erkennen ist. Das Ectoderm seinerseits folgt diesen Ausbuchtungen des Entoderms nicht. Die Folge dieser ungleichen Ausdehnung von Ento- und Ectoderm ist, dass der Raum zwischen beiden seitlich eingeengt wird. Davon wiederum leitet sich die Folge ab, dass die beiden, dazwischen liegenden Mesodermplatten zunächst zusammengedrückt werden. Man sieht deutlich, wie auf der höchsten Kuppe, besonders der hinteren Vorwölbung des Entoderms, die beiden Lamellen des Mesoderms erst zu einer einzigen verschmelzen, wie sie aber dann ganz und gar aus einander weichen und dem vordringenden Entodermsack Platz machen. Ob bei diesem Auseinanderdrängen der beiden Mesodermlamellen einige der sie zusammensetzenden Zellen, so weit sie zwischen den sich nähernden und sich schließlich berührenden Ento- und Ectodermwandungen liegen, vernichtet werden, oder ob sie alle, seitlich wie dorsal und ventral ausweichend, bei Seite geschoben werden, kann ich nicht entscheiden: es könnte sein, dass einige Zellen zu Grunde gehen. Sicher aber ist, dass die Mehrzahl bei Seite geschoben wird,

und dass je größer die Ausdehnung der Entodermvorwölbung wird, um so mehr sie sich in dieser Richtung bemerklich macht.

Die vordere Ausstülpung des Entoderms bewirkt nun, dass die seitlich davon liegenden Mesodermabschnitte theils nach hinten, in den Zwischenraum zwischen beiden Ausstülpungen, theils nach vorn verdrängt werden — dass also die bereits durch die Umbiegung der Medullarplatten resp. des späteren Medullarrohres hierher zusammengeschobenen Partien des Mesoderms noch mehr zusammengedrängt und in einander geschoben werden. So wird also durch Einflüsse von allen Seiten in der That dazu beigetragen, dass die ursprünglich wahrscheinlich ganz nach Analogie der übrigen Körperregionen angeordnete Configuration des dorsalen und ventralen resp. seitlichen Mesoderms in solcher Weise gestört und verändert wird, dass man die größte Mühe hat, aus diesem Wirrwarr die ursprüngliche Lagerung wieder herauszukennen.

All die bisher beschriebenen Zustände der vorderen Mesodermpartien, aus denen die spätere Mandibularhöhle sich bildet, beziehen sich indess nur auf solche Embryonalstadien, bei denen die Hirnbeuge noch nicht zu einer Beeinflussung der Lagerung der ursprünglich gerade gerichteten ventralen Ectodermwandung des Vorderkopfes geführt hat (Taf. 1 Fig. 6 u. 7). Sobald aber, bei im Übrigen weiter fortschreitendem Wachsthum aller einzelnen Theile, die Hirnbeuge auch zur Kopfbeuge wird, und dadurch eine Knickung auch des ventralen Ectoderms sich vollzieht (Taf. 1 Fig. 8—10), werden die Verhältnisse noch complicirter und verlangen Umsicht und Plasticität der Vorstellungskraft, um allen weiteren Umgestaltungen zu folgen und sie sowohl richtig zu verstehen als auch übersichtlich darzustellen. Das will ich jetzt versuchen.

Gleichzeitig mit dem weiter schreitenden Verschluss der Medullarwülste in der dorsalen Mittellinie biegt ihre vorderste Partie ventralwärts immer mehr um, so dass es zuerst zu einer seitlich wahrnehmbaren geringen Knickung des Ectoderms kommt, welche hinter der vordersten, seitlich vorragenden Kuppe der Kopflappen angetroffen wird und sich auf Sagittalschnitten als eine kleine Furche kennzeichnet, der auf der Innenfläche des Ectoderms eine kleine zugespitzte Vorragung entspricht. Durch diese kleine Furche giebt sich die hintere und untere Grenze der später das Vorderhirn bildenden Partie der Kopflappen zu erkennen. Gegen die Mitte zu verstreicht diese Furche, so dass auf median geführten Sagittal-

schnitten die frontale Ectodermwand noch ziemlich geradlinig in die ventrale übergeht.

Aber der Process geht rasch weiter, wie man an der Bodenplatte des Medullarrohres am besten erkennt. Sie knickt sich am allerstärksten, während gleichzeitig die beiden Hälften des Vorderhirns mit der frontalen Ectodermwandung zwischen ihnen die Wendung ventralwärts so stark ausführen, dass sie über die ventrale Wandung des Vorderkopfes dotterwärts vorragen, die imaginäre Längsachse des gesammten Medullarrohres aber zwischen dem späteren Zwischenhirn eine Knickung von fast rechtwinkliger Gestalt erleidet (Fig. 8 bis 10). Die anfängliche Hirnbeuge hat somit beträchtlich zugenommen und fängt an zur Kopfbeuge zu werden. Statt also in die Länge weiter zu wachsen, wie man hätte erwarten müssen, verkürzt sich in gewissem Sinne die Entfernung zwischen dem ursprünglichen Vorderende des Embryos und der Stelle, an welcher das ventrale Ectoderm des Vorderkopfes sich auf den Dotter umschlägt, in Folge der Umbiegung des Kopfendes.

Durch diese Verkürzung würde der Raum für die Ausbreitung der Zellmassen des Mesoderms sich noch beträchtlich verringert haben, käme nicht die seitliche Ausbreitung des Vorderkopfes zufolge der weiteren Ausbuchtung des Entoderms ihnen etwas zu Hilfe, und höbe sich nicht gleichzeitig mit der Umbiegung des Vorderendes das ganze Medullarrohr in der Gegend des späteren Mittelhirns von dem Entoderm ab. Durch diese beiden, sich verbindenden Evolutionen erzeugt sich jener Raum, welcher später als Sattellehne (Fig. 8—15 *Sa*) bekannt ist und den Platz für den großen Sinus cephalicus und die Umbiegung des Vorderendes der Chorda dorsalis hergiebt, welches dann während des Embryonallebens zu Grunde geht.

Aber die Kopfbeuge begnügt sich nicht mit einer nahezu rechtwinkligen Knickung des Medullarrohres und einer entsprechenden wenn auch zunächst abgerundeteren Einsenkung oder Biegung der ventralen Ectodermwandung. Sie schreitet immer weiter fort, aus dem rechten Winkel wird ein spitzer, und die abgerundete Einsenkung des Ectoderms wird eine gleichfalls spitzwinklige Knickung (Fig. 11—15)[1].

[1] Ich möchte gleich an dieser Stelle bemerken, dass die hier beschriebenen Processe sich nicht bei allen Embryonen in derselben Reihenfolge und mit genau denselben Proportionen vollziehen. Es fällt mir auch nicht ein, behaupten zu wollen, die Gestaltung der Hirnbeuge und der Kopfbeuge seien die letzten

In erster Linie ist Gewicht darauf zu legen, dass die ventralwärts gerichtete Umbiegung und Knickung des Medullarrohres sich auch auf die Chorda dorsalis erstreckt, wie sie schon der dorsale Contour der Mesodermbildungen in ihrer Nachbarschaft in Mitleidenschaft gezogen hatte. Aber auch die dorsale Wandung des Entoderms betheiligt sich an dieser Richtungsveränderung, wie man constatiren kann, wenn man Sagittalschnitte aus der Mittelebene eines Embryos von $2^1/_2$—3 und mehr Millimeter Länge prüft. Da aber gerade auch an dieser Stelle die Verschmälerung des ganzen Lumens des Vorderdarmes und der durch keine Continuitätstrennung bezeichneten Verbindung mit dem vordersten Mesoderm stattfindet, so wird die Wirkung der Hirnbeuge auf den Darm nicht so anschaulich, wie z. B. auf die Chorda. Es ist aber eine deutliche Beugung, nicht bloß Krümmung, des Vorderdarmes zu constatiren, was sich bei Vergleich mit den jüngeren Stadien besonders herausstellt.

Gegenüber dieser dorso-ventralen Beugung macht sich allmählich eine entgegengesetzt gerichtete ventro-dorsale geltend, deren Ursprung in der Knickung der ventralen Wandung des Vorderkopfes zu suchen ist, die aber ebenfalls auf eine Reihe anderer Organe übergreift. Und zu diesen Organen gehören sowohl die ventrale

oder die ausschließlichen Ursachen der Unterschiede, durch welche das Vorderkopfmesoderm vom Rumpf- oder auch Hinterkopfmesoderm verschieden erscheint. Beide Bildungen sind höchstwahrscheinlich Folgen ein- und desselben phylogenetischen Umgestaltungsprocesses des Wirbelthierkopfes, den wir erst aufzusuchen und zu erschließen haben, ehe wir annähernd berechnen können, welche Folgen er für die ontogenetische Gestaltung der einzelnen jetzt lebenden Wirbelthiere haben musste. Es ist also nicht nur möglich, sondern sicher, dass bei andern Arten der Selachier, ja sogar bei verschiedenen Individuen von *T. marmorata* die hier beschriebenen Processe in anderer Reihenfolge und Proportion verlaufen. Dennoch hielt ich es für geboten, dieselben in irgend einer Gestalt eingehender zu beschreiben, da in der That der Process der Kopfbeuge von der größten Bedeutung für die Umformung des ganzen Kopfes ist und gar nicht genau und scharf genug aufgefasst werden kann. Wir werden im weiteren Verlaufe der Darstellung erkennen, welche tiefgreifenden topographischen Bestimmungen sich ergeben, sobald der Process der Kopfbeuge richtig analysirt und seine einzelnen Componenten richtig begriffen werden. Es liegt mir um so mehr daran, nachdrücklich zu betonen, dass die Erscheinungen der Kopfbeuge in verschiedenen ihrer einzelnen Stadien variiren, dass z. B. die Einknickung der ventralen Ectodermwandung mal stärker mal schwächer, mal weiter vorwärts, mal weiter rückwärts von dem geschlossenen Ende des Entoderms sich findet. Es ist ein genereller Vorgang, kein specifisch an ein und denselben scharf bestimmten und umschriebenen Zellbezirk eben dieser ventralen Ectodermwandung geknüpfter.

Wandung des Entoderms als auch ganz besonders die Mesodermmassen, aus welchen einerseits die Mandibularhöhle, andrerseits die viel später sich aus den vordersten Mesodermelementen aufbauende Prämandibularhöhle hervorgehen. Da aber der Scheitelpunkt der ventralen Knickung meistens gerade an der Grenze liegt, wo diese beiden Mesodermgebiete an einander stoßen, so ist die Folge, dass jedes derselben in der Richtung des einen der beiden Schenkel liegt, sie sich also, je spitzer der Winkel wird, um so mehr einander nähern. Aber selbst, wenn sie sich später berühren, darf nicht außer Acht gelassen werden, dass die beiden sich berührenden Flächen oder Wandungen ursprünglich ventraler Natur sind und die eine die longitudinale Fortsetzung der andern bildete.

Die Knickung der ventralen Wand des Vorderkopfes hat dazu verführt, von einer Mundbucht bei Selachiern zu sprechen, von der indess, wie wir später genauer sehen werden, niemals die Rede sein kann, und das um so weniger, als die ventrale Entodermwandung, da sie schon mit der Ectodermwandung an mehreren Stellen eng verschmolzen ist, so lange beide noch horizontal gerichtet waren (vgl. oben pag. 7), die Knickung und Richtungsveränderung der Ectodermwandung mit macht, welche schließlich dazu führt, dass die horizontale Richtung dieses Theils der ventralen Vorderkopfwand beinah vertical wird. Dass aus dem Scheitelpunkt der Knickung allmählich die Hypophyse und aus dem vorderen Schenkel die dorsale Gaumenwand hervorgeht, will ich hier nur kurz erwähnen, weil davon später ausführlich gehandelt werden wird; ich möchte aber noch mal nachdrücklich betonen, dass all diese Bildungen ursprünglich einen Theil der ventralen Wandung des Vorderkopfes in der ersten Zeit des Embryonallebens ausmachen.

Hier aber, wo es sich hauptsächlich um die Mesodermbildungen des Vorderkopfes handelt, habe ich besonderes Gewicht darauf zu legen, dass in Folge der Kopfbeuge die ursprünglich ventrale Partie desjenigen Mesoderms, welches den Stoff zur Bildung der Mandibularhöhle herleiht, eben so wie das Entoderm, eine Richtungsveränderung erfährt und sich ventro-dorsalwärts umlagert. Davon ist eine Folge, dass der Vorderrand des späteren Muskelschlauches des Mandibularbogens, der jetzt beinahe frontalwärts gerichtet ist, ursprünglich ventral lag, also nicht mit den Vorderrändern der Muskelschläuche der übrigen Visceralbogen homologisirt werden darf, die immer frontalwärts gerichtet waren: ein Umstand, der ein weiteres

Licht darauf wirft, wie Recht ich hatte, als ich schon in der 7. Studie (Mitth. a. d. Zool. Station 6. Bd. pag. 42 ff.) darauf hinwies, dass die Muskulatur des Mandibularbogens nicht kurzer Hand mit der der übrigen Visceralbögen zusammengeworfen werden dürfte, sondern eine genauere Analyse seiner Componenten beanspruchen und für sich betrachtet werden müsste. Wie weit uns aber eine solche Analyse der Mandibularhöhle führt, das werden wir erst völlig erkennen, wenn die Verhältnisse von *Torpedo ocellata* zur Darstellung kommen werden. Indessen lassen sich auch an *T. marmorata* wichtige Aufschlüsse gewinnen. Ich betonte schon oben, wie die Mesodermmassen am Vorderkopf durch die Ausbreitung der Kopfplatten, der Medullarwülste und die ventralwärts gerichtete allmähliche Krümmung ihrer Bodenplatte in ihrer Entfaltung dorsalwärts eingeschränkt und durch die Anlage der vordersten Kiemensackbildung noch mehr zusammengepresst werden. Die Folge war ein Über- und Durcheinander-Geschobenwerden ihrer ursprünglich metamerisch veranlagten, regelmäßigen Bildungen, welche in einer unvollkommen getheilten, dorsalen Urwirbelbildung und daran sich fügender Seitenplatte bestand, welch letztere bis auf die ventrale Fläche des Entoderms hinabreicht, sich aber mit der der anderen Seite nicht in der ventralen Mittellinie verbindet. Die unvollkommene Theilung der Urwirbel dieses Mesodermabschnittes macht es schwierig, beurtheilen zu wollen, wie viele Urwirbel in dieser, die spätere Mandibularhöhle darstellenden Mesodermmasse enthalten sind, und noch schwieriger ist es, aus den zusammengedrängten Seitenplattenabschnitten einen Anhaltspunkt für diese Zahl zu gewinnen.

Man erkennt indess bei solchen Embryonen, an denen sowohl die Beugung der Medullarplatten erst im Anfange steht als auch die seitliche Ausbuchtung des Entoderms kaum begonnen hat, dass mehrere, wenn auch unregelmäßig geknickte und gekrümmte Lumina durch die Zellmassen der Seitenplatten von den dorsalen Urwirbelabschnitten ventralwärts verlaufen und in den Hohlraum münden, welcher parallel mit der Längsachse des Entoderms resp. mit der ventralen Ectodermwandung von den parietalen und visceralen Lamellen der Seitenplatten gebildet wird, und als solcher auf Querschnitten am besten zu sehen ist. Diese Lumina, die man versucht sein könnte Canäle zu nennen, sind stellenweise so ausgeprägt (vgl. Taf. 2 Fig. 12—16 und bei *T. ocellata* Taf. 5 Fig. 1—6), dass man sie für ein Stück einer Urwirbelhöhle zu halten verführt wird — was dem Verfasser bei der ersten Darstellung dieser Gebilde in der

15. Studie widerfuhr. Offenbar aber handelt es sich um Theile der durch ihre Krümmungen verlagerten Seitenplatten, welche statt hinter einander, eben über einander gelagert sind und dabei auf Sagittalschnitten in ihrem, normaler Weise vertical verlaufenden Wege horizontal getroffen werden. Ob und wie viele solcher Canäle von Anfang an bestanden haben, ist eben so schwer festzustellen, wie die Zahl der unvollkommen getheilten Urwirbel, welche in der Mandibularhöhle enthalten sind: wir werden aber aus den weiteren Gestaltungen, besonders bei *T. ocellata*, entnehmen dürfen, dass mindestens vier anzunehmen sind.

Stellt man sich nun vor, dass ursprünglich vier solcher Verbindungscanäle von den Urwirbeln her die Seitenplatten durchzogen, resp. sie bildeten — welche Lagenveränderungen müssten oder könnten sie durchmachen, wenn jene Einflüsse, die wir eben beschrieben, auf sie wirkten? Es ist klar, dass sie von der Vorwölbung der Entodermwandung nach vorn zusammengeschoben werden mussten. Da aber gleichzeitig ein Druck vom Rücken her, durch die Beugung der Medullarplatten ausging, so mussten sie nach außen gedrückt und geknickt werden, falls die ventralen Abschnitte nicht ventralwärts ausweichen konnten. Das konnten sie darum nicht, da im Gegentheile die ventrale Wandung des Vorderkopfes durch die fortschreitende Kopfbeuge im umgekehrten Sinne in Mitleidenschaft gezogen ward und die Knickung erfuhr, welche ihre ursprünglich horizontale Richtung in der ganzen, der Mandibularhöhle entsprechenden Ausdehnung schräg dorsalwärts veränderte, also nun auch ihrerseits den Raum verengerte, in welchem die Entfaltung des Mesoderms ungehindert hätte vor sich gehen können. Während also durch dorsalen Druck die Seitenplatten gekrümmt und geknickt, durch den vom Entoderm ausgehenden nach vorn zusammen und übereinander geschoben wurden, vollendete die Aufrichtung der ventralen Wandung die topographische Revolution in den Bestandtheilen der Mandibularhöhle, indem sie ihre ventrale Partie zu frontaler Lagerung brachte und dadurch die in diese ventrale Partie einmündenden Quercanäle noch schräger richtete, verkürzte und mit spitzen Winkeln in sich zusammendrängte.

Und so sehen wir denn auch bei *T. marmorata* (und werden es noch ausgeprägter bei *T. ocellata* sehen), dass die Rudimente dieser Canäle der Mandibularhöhle so in einander geschoben sind, dass sie nur erkannt werden können, wenn man sich all diese Evolutionen und Verschiebungen vergegenwärtigt, zugleich aber fest-

hält, dass, wie diese Canäle als einzelne Gebilde keine bleibende Bedeutung mehr haben, so auch ihre Wandungen schrittweise als separate Bildungen unterdrückt, mit einander verschmolzen oder in der weiteren Entwicklung gänzlich beseitigt werden.

Bei den Squaliden aber werden wir später sehen, dass es überhaupt nicht zu diesen Bildungen der Mandibularhöhle kommt, und dass die Dinge bei ihnen sehr viel »einfacher« verlaufen. Ob diese »Einfachheit« aber Ursprünglichkeit bedeutet, und ob in der Bildung der Mandibularhöhle *Torpedo* die archaistisch genaueren Urkunden übermittelt, möge einstweilen dahingestellt bleiben — sind doch alle bisherigen Kriterien für die Beurtheilung von derlei Fragen völlig unzureichend.

Hier will ich die Darstellung der Entwicklungsphasen desjenigen Theiles des Vorderkopfmesoderms abbrechen, der der sog. Mandibularhöhle angehört, und will auf die Abschnitte des Mesoderms zurückgreifen, welche zwischen Mandibularhöhle und Occipitalsomiten liegen, deren Anlage und Entwicklung bei beiden *Torpedo*-Arten sich zwar weniger complicirt zeigt, als die der Mandibularhöhle, aber gegenüber den uns bisher bekannt gewordenen Darstellungen von Squalidenentwicklung wiederum auffallende und wichtige Abweichungen aufweisen. Ich werde sie so weit führen, wie ich die Entwicklung der Mandibularhöhle in der vorstehenden Darstellung gebracht habe; danach werde ich beide im Zusammenhang in ihren weiteren Evolutionen darstellen.

Zunächst habe ich dieselben Schwierigkeiten zu constatiren, welche schon in der 18. Studie hervortraten: nämlich die Feststellung der Grenze zwischen Hinterkopf und Vorderkopf. Die vergleichende Anatomie hat sich auf dogmatischem Wege eine solche Grenze geschaffen, indem sie behauptet, die Somite des Hinterkopfes seien aus dem Rumpf in den Kopf übergeschoben, nachdem beträchtliche Theile des Kopfmesoderms ausgefallen seien. Dass dies Trugschlüsse seien, habe ich in der 21. und 22. Studie zu beweisen unternommen und habe bisher keinen Grund gefunden, diesen Beweis für missglückt anzusehen. Dass die Feststellung einer Grenze durch die Ohrblase nur eine sehr geringe Bedeutung habe, also die Bezeichnung von metaotischen und prootischen Abschnitten nur ein Nothbehelf sei, welcher vor allen Dingen keine Trennung von ceno- und paläocranialen Segmenten begründen könne, gelangt in immer weiteren Kreisen zur Anerkennung[1]. Die Wahrheit ist eben, dass

[1] Vgl. die Ausführungen von Froriep, Z. Entw. d. Wirbelthierkopfes. in:

es gar keine Grenze giebt, jede Annahme einer solchen nur eine künstliche Trennung ist, die nach rein äußerlichen Merkmalen bewirkt wird.

Und so gehen denn auch die Occipitalsomite continuirlich in die Vorderkopfsomite über, und wenn auch später die Einsenkung der Ohrblase einen davor und dahinter liegenden Abschnitt unterscheiden lässt, so will das um so weniger für eine ursprüngliche Verschiedenheit dieser Körperabschnitte beweisen, als die Somiteneintheilung längst besteht, ehe die Ohrblase sich differenzirt, und die Mesodermsomite überhaupt nur secundär von ihr beeinflusst werden, in sich selbst aber eine geschlossene Reihe darstellen, deren spätere Ausbildung am Hinterkopf, wie am Vorderkopf nur durch die Entwicklung anderer Organe durchkreuzt und zum Theil vernichtet wird.

Wie viele Somite bei *T. marmorata* zwischen den Occipitalsomiten und der späteren Mandibularhöhle von Hause aus bestanden haben mögen, ist schwer festzustellen. Ist es doch schon schwierig genug, die Occipitalsomite richtig abzugrenzen, ehe feste Punkte am Embryonalkörper gewonnen werden, welche, wie z. B. die Vagusplatte und die Kopfniere, einigen Anhalt zur Bestimmung der Regionen geben. Welche Somite zu der Occipitalregion und welche zum Vorderkopf zu rechnen sind, ist vor Anlage der Ohrblase schwer zu entscheiden: auch ist die ursprüngliche Ausbuchtung des Entoderms zur Bildung der beiden vordersten Kiemensäcke noch zu unbestimmt, um durch gegenseitige Lagerungsbeziehungen zwischen dem Hyoidsack und Mesodermabschnitten die topographische Zugehörigkeit der Somite zu gestatten. Es wird sich desshalb auch hier nur darum handeln können, die Minimalzahl zu ermitteln und nach Möglichkeit die Zugehörigkeit der Elemente der Seitenplatten zu den ursprünglich angelegten Myotomen festzustellen. Es ist herkömmlich geworden, auf die Erscheinungen der *Pristiurus*-Ontogenie gestützt, zwei Somite zwischen den occipitalen und dem Abschnitt des Kopfmesoderms anzunehmen, aus welchem der M. rectus externus oculi hervorgeht — oder, nach Übereinstimmung aller bisherigen Beobachter, hervorgehen soll. Einer solchen Annahme ordnet sich der beobachtbare Thatbestand bei *T. marmorata* nicht

Verh. Anat. Ges. 16. Vers. 1902 pag. 37 ff. Dieser Theil des Mscr. war bereits niedergeschrieben, als die letzten Publicationen FRORIEP's erschienen, gegen welche ich die 22. Studie gerichtet habe.

ohne Weiteres unter, vielmehr rechtfertigt sich die Suspension des Urtheils über die Zahl durch die mehrfachen Spuren von Somitenverschmelzung und unvollkommener Theilung, welcher wir in dieser Region noch deutlicher begegnen, als schon bei den Occipitalsegmenten. Den M. rectus externus leiten die meisten Ontogenetiker aus einem Somit ab; neuerdings, und zumal gestützt auf die Ontogenie von *Torpedo*, haben KILLIAN, SEVERTZOW und Andere zwei Somite für diesen Muskel als Grundlage angenommen: dass weder die eine noch die andere Auffassung die Thatsachen erschöpft, wird sich aus den weiter unten gegebenen Darlegungen mit Sicherheit folgern lassen. Aus dem mir vorliegenden Materiale von *T. marmorata*-Embryonen scheint hervorzugehen, dass wir etwa vier bis sechs Urwirbel anzunehmen haben zwischen dem vordersten Occipital- und dem hintersten Mandibularurwirbel; diese Urwirbel sind zwar nirgends mit solcher Klarheit von einander abgetheilt, dass sie sofort als Einheiten in die Augen fallen — aber wer an der Prüfung der Occipitalregion der verschiedenen Selachier das Auge geübt hat, wird diese Zählung gerechtfertigt finden. Es sind kleine Urwirbel in der Art derjenigen, welche von *T. marmorata* in der 18. Studie pag. 43 ff. beschrieben und auf Taf. 6 und 7 abgebildet worden sind. Ihre Wandungen laufen häufig in einander über, d. h. sie sind von Hause aus im Embryo nicht als Urwirbel vollständig von einander geschieden worden; die Urwirbelhöhlen stehen häufig mit einander in Verbindung, ja an gewissen Stellen scheint es oft genug, als zögen eine oder zwei lange Spalten in gewissen Windungen durch die Urwirbelanlagen dieser Region — ein Vorstadium jener Verhältnisse, die wir bei den Squaliden fast durchgehends antreffen werden.

Wie ich es schon von den Urwirbelabschnitten der Mandibularhöhle hervorhob, ist auch, und vielleicht in noch höherem Grade, an den Urwirbeln, aus denen der Rectus externus gebildet wird, ein Zusammendrücken in dorso-ventraler Richtung zu constatiren — hier hauptsächlich gesteigert durch die Ausbildung des Spritzlochsackes, über welchem diese Urwirbel liegen. Die Bildung dieses Sackes bewirkt es auch, dass die Seitenplatten, welche zu den Urwirbeln gehören, theils nach vorn zu den Elementen der Mandibularhöhle, theils nach hinten zu denen der Hyoidhöhle auseinander gedrängt werden. Die Grenze zwischen beiden Gebieten scheint der mittlere der drei über dem Spritzlochsack liegende Urwirbel zu sein; da das Seitenplattenmaterial aber nicht in segmental begrenzte

Abschnitte getheilt ist, so lässt sich noch weniger ermitteln, wie viele Mesomeren in die Visceralbogenhöhlen des einen oder des anderen aufgenommen werden. In die Hyoidhöhle gelangt aber das ganze Seitenplattenmaterial der vor der Einstülpung liegenden Somite, also wenigstens drei bis vier. Aus ihnen entsteht später der Muskelschlauch der Hyoidhöhle, während die übrigen Seitenplattenabschnitte des späteren Rectus externus in die Conformation der Mandibularhöhle resp. des Adductor mandibulae aufgenommen werden.

Ich habe nun auch über die Differenzirung der vor der Mandibularhöhle liegenden Mesodermtheile einige vorläufige Angaben bereits hier zu machen, unbeschadet der genaueren Darstellung, welche die Bildung der Prämandibularhöhle in der folgenden Studie finden soll.

Auf pag. 4 u. 5 ward die Configuration beschrieben, welche sich an jungen Stadien, die noch keine Anstalt zur Bildung des Medullarrohres getroffen haben, bezüglich des vordersten Körperendes ergiebt. Der blinde Entodermsack zeigt auf seiner ganzen Länge Mesodermwucherung, nur an der Spitze selbst kann man keine sicheren Trennungslinien zwischen den Mesoderm- und Entodermelementen feststellen, da bleibt eine scheinbar einheitliche Masse liegen. Und gerade aus diesem Theil nimmt die Zellmasse ihren Ursprung, aus welcher in späteren Stadien die Prämandibularhöhle hervorgeht. Die Chorda ist gleichfalls noch nicht so weit vorgedrungen in ihrer Sonderung aus der Entodermwandung, aber man sieht sie schon zwischen den vordersten Theilen derjenigen Mesodermbezirke, aus denen später die Mandibularhöhle ihre dorsalen Abschnitte bildet.

An diesen Verhältnissen ändert sich im Großen und Ganzen nichts, auch wenn die topographischen Veränderungen eintreten, welche mit der Herstellung des Medullarrohres und der gleichzeitigen Einleitung zur Bildung der Kopfbeuge verbunden sind. Nur die Lagerung dieses vordersten Theiles des Meso- und Entoderms wird eine andere, sie wird ventraler, und das noch im Entoderm steckende vorderste Ende der Chorda macht die Krümmung mit, welche die dorsale Wandung des Vorderdarmes bei diesen Processen erfährt, wie sie auf pag. 5 beschrieben wurden. Es ist selbstverständlich, dass die vordersten Theile des Mandibularhöhlenmesoderms in zelligem Zusammenhange resp. Contact mit dem an der sich verschmälernden, vordersten Kuppe des Entoderms festsitzenden Meso-

derm der späteren Prämandibularhöhle verblieben, so dass an der Stelle der tiefsten Knickung des ventralen Vorderkopfentoderms — wo später die Hypophyse auftritt — also an dem Scheitelpunkt des Winkels, dessen vorderer Schenkel später zur dorsalen Wandung der Mundhöhle wird, während an dem hinteren Schenkel sich der eigentliche mediane Längsschlitz der Mundöffnung herstellt, — dass an diesem Scheitelpunkt der Kopfbeuge die Berührung der dorsalen und ventralen, vordersten Mandibularhöhlentheile mit den hintersten Theilen der Prämandibularhöhle und zugleich mit den Zellmassen der blinden Entodermkuppe geschieht. Es ist von wesentlicher Bedeutung, diese Beziehungen klar zu übersehen: es ist einer der kritischesten, wenn nicht der kritischeste Punkt des Vorderkopfes — und Wer die hier geschehenden Bildungen und Umbildungen nicht durchschaut, wird den Zusammenhang der gesammten Processe, die zur Kopfbildung der Wirbelthiere führen, nicht verstehen. Das Ectoderm in Gestalt der Hypophysis und der späteren Mundspalte, das Entoderm mit seiner blinden Kuppe, aus der sowohl die Prämandibularhöhlen, als auch das bisher räthselhafte, mittlere Verbindungsstück derselben, von dem wir weiter unten sprechen werden, hervorgeht, das Vorderende der Chorda, das nur gebildet zu werden scheint, um noch im Embryo zu Grunde zu gehen, der Sinus cephalicus mit seinen in ihn einlaufenden Gefäßen, aus dem frontalwärts die Carotiden und Augengefäße, caudalwärts die Aorta, ventralwärts die Spritzlocharterie abgehen oder in ihm zusammenlaufen, und schließlich die ganze Augen- und Mundmuskulatur, — all das kann phylogenetisch und ontogenetisch nur verstanden werden, wenn die Beziehungen all dieser Organe an dem tiefsten Punkt der Kopfbeuge klar erkannt und in ihren Evolutionen sicher erfasst werden.

Es ist wesentlich, festzuhalten, dass an diesem Punkte sowohl die dorsale Begrenzungslinie der Mandibularhöhle, als auch die ventrale, welche durch die Kopfbeuge hier mit einander in die nächste Nähe gebracht werden, zusammen übergehen in die noch ungegliederte Mesodermmasse der späteren Prämandibularhöhle, dass somit bei der späteren Evolution der Prämandibularhöhle sowohl dorsale als auch ventrale Elemente, oder mit anderen Worten, ebensowohl Urwirbeltheile als auch Seitenplattentheile betheiligt sein können. Wir werden in der nächsten Studie diesen Punkt ausführlicher erörtern.

Wäre die Kopfbeuge nicht eingetreten, wäre also auch nicht

die ventrale Beugung der Bodenplatte und der Kopfplatten des Medullarrohres geschehen, so würde aller Wahrscheinlichkeit nach das Vorderkopfmesoderm sowohl der Mandibularhöhle als auch das der Prämandibularhöhle sich in ähnlicher Weise wie das Somitenmaterial der Occipitalregion und der Hyoidspalte gestaltet haben, d. h. es würden die Urwirbel der Mandibular- und Prämandibularhöhlen in derselben dorsalen Linie sich weiter erstreckt, Seitenplattenabschnitte aber wie die gleichnamigen Theile des Hinterkopfes und des Rumpfes auch am Vorderkopf viscerale und parietale Mesodermlamellen um den Vorderdarm gebildet haben. Dass dies nicht geschehen, ist — neben anderen überaus wichtigen Gestaltungen der Organe des Vorderkopfes — wohl hauptsächlich dem Eintreten der Kopfbeuge zuzuschreiben; die Kopfbeuge ihrerseits ist freilich wieder von functionellen Umwälzungen in der Vorderkopfsphäre bedingt worden, deren Wesen und Bedeutung erst später untersucht werden sollen. Es ist wichtig, diese verursachenden Elemente gleich hier zu betonen, um das Verständnis für die Beschreibung der ontogenetischen Processe zu erleichtern, die in dieser Region sich abspielen.

Ein wichtiger Factor für das Verständnis derselben liegt ferner in dem Unpaarwerden so mancher ursprünglich paariger Anlagen. Und da ist es in erster Linie der Sinus cephalicus, welcher durch mediane Verschmelzung ursprünglich bilateraler Gefäße zu Stande kommt und durch seine beträchtliche Entwicklung dazu beiträgt, dass die Chorda dorsalis an diesem vorderen Bezirk von der dorsalen Entodermwand weggedrängt wird und eine noch beträchtlichere Beugung erleidet, als sie auch sonst durch das Fortschreiten der Kopfbeuge erlangt haben würde. Wir werden gelegentlich sehen, dass die große Ausdehnung des Sinus cephalicus auch zu einer Einsenkung der dorsalen Vorderdarmwand führt, dass also seine Größenzunahme in der That dislocirend auf die Nachbargebilde wirkt.

Durch all diese Einflüsse wird das vorderste Mesoderm an einer ähnlichen Entfaltung gehindert, wie die Partien der Mandibularhöhle sie noch erreichen konnten, trotzdem auch diese bereits, wie wir sahen, arg zusammengeschoben werden; aber die Prämandibularhöhle, aus der nachher der Hauptheil der Augenmuskeln hervorgeht, bleibt lange in ursprünglichem Zusammenhange mit ihrem Mutterboden, der blinden Kappe des Vorderdarms, liegen und nimmt ihre Evolutionen erst vor, wenn durch die Ausbildung der secundären Augenblase zwischen dieser und dem Hirn so viel Platz ge-

schaffen wird, dass die Mesodermmassen sich entfalten und gestalten können. Welcher Art diese Gestaltung ist, will ich indess erst darstellen, wenn ich einige wichtige Angaben über die grundlegende Vascularisation des Vorderkopfes gegeben habe, die zum Verständnis dieser Region gleichfalls unentbehrlich ist.

Es ist durch die Arbeit Paul Mayer's »Üb. d. Entw. d. Herzens u. d. groß. Gefäßstämme b. d. Selachiern« (Mitth. a. d. Z. St. 7. Bd. pag. 338—370) mit hinreichender Sicherheit der Nachweis geführt, dass ursprünglich zwei dorsale und zwei ventrale Längsgefäße im Embryo bestehen, die beiden Aorten und die beiden Subintestinalvenen. In der Gegend des späteren Herzens fließen die Endothelanlagen der beiden letzteren zusammen, weichen indess frontalwärts wieder aus einander und verlaufen bis in die Gegend des Scheitelpunktes der Kopfbeuge getrennt. Dort fließen sie mit den gleichfalls getrennt laufenden Aorten jederseits zusammen. Dieser bilaterale Gefäßapparat bildet, wie den Anfang des gesammten Gefäßsystems des Körpers, so auch den des Kopfes und Vorderkopfes. Erst später entstehen die Quergefäße, welche die ventralen und dorsalen Längsstämme jeder Seite mit einander verbinden. Noch später entstehen aus der Aorta metamerische Dorsalgefäße, die sog. Vertebralarterien, welche in die gleichfalls später entstehenden Jugular- und Cardinalvenen einlaufen — was uns indess hier noch nicht direct interessirt. Wesentlich aber ist der Umstand, dass die ventralen Längsgefäße des Vorderkopfes, welche uns weiterhin als Spritzlocharterie wieder vor die Augen treten werden, von Hause aus parallel mit der Längsachse des Körpers laufen und ihre Lage erst dann verändern, wenn die Kopfbeuge eintritt, durch welche bewirkt wird, dass sie ebenso wie das Ectoderm und die ventrale Wandung des Mesoderms sich aufrichten und somit zunächst schräg gerichtet werden, während sie später die merkwürdigen Wandlungen durchmachen, welche ich in der 7., 11. und 15. Studie ausführlich erörtert habe anlässlich der Feststellung der Gefäßverhältnisse der Pseudobranchie und des ganzen Carotidenkreislaufes. Für das Verständnis der Urzustände des Vorderkopfes ist es aber von der größten Bedeutung festzustellen, dass die embryonalen Gefäße, welche später als Spritzlocharterie sich darstellen, durchaus nicht homodynam mit den übrigen Urquergefäßen des Embryonalkörpers sind, sondern die vordersten Theile der ventralen Längsgefäße bilden, die den Schein einer mit der übrigen homodynamen Kiemenarterie nur durch die Umlagerungen gewonnen haben, welche mit der Kopfbeuge

und, wie diese selbst, mit den fundamentalen Umwandlungen aller Organsphären des Vorderkopfes verbunden waren.

Wie aber bei der Mandibularhöhle in der Gegend des Scheitelpunktes der Kopfbeuge dorsale und ventrale Theile fast unmittelbar mit Ausschaltung der lateralen zusammenstoßen, so gehen auch an derselben Localität dorsale und ventrale Gefäßbahnen in einander über, was sich am klarsten in der Bildung des Sinus cephalicus ausspricht, der zwar durch laterale Verschmelzung der beiden Aorten entsteht, aber dann als Sammelbecken für eine Anzahl anderer, ventraler und cephaler Gefäße fungirt, was später in zusammenhängender Darstellung der gesammten Gefäßentwicklung des Vorderkopfes näher ausgeführt werden wird.

In dem bisher dargestellten Entwicklungszustand des Embryos haben wir also das Mesoderm des Vorderkopfes in eine Anzahl unvollkommen getrennter und darum nicht genau zählbarer Urwirbel gegliedert gefunden, von welchen Seitenplattenmaterial ausgeht, das zufolge der allmählich sich ausstülpenden vordersten Entodermkiemensäcke sowohl dorsal, als auch durch jeden einzelnen Kiemensack frontal und caudal zusammengedrängt wird. Die Urwirbel selbst sind dorso-ventral stark zusammengedrückt, und vorn ist durch die langsame Beugung der Medullarplatte auch eine Beugung der Mesodermtheile erfolgt; da aber gleichzeitig eine Knickung der ventralen Kopfwand in Gestalt der Kopfbeuge erfolgt, so wird die ventrale Partie des Mesoderms der dorsalen stark genähert und ein noch größeres Zusammenschieben der vordersten Mesodermabschnitte bewirkt, wodurch die Seitenplattenmaterialien der Mandibularhöhle sich so durch einander schieben, dass es schwer ist, ihre ursprüngliche Configuration sich vorzustellen. Durch die von der Kopfbeuge hervorgerufene Verlagerung all dieser Theile wird die Mesodermentwicklung des vordersten Abschnittes so gehemmt, dass die Materialien der späteren Prämandibularhöhle in dem dreieckigen Raum zwischen Medullarrohr, Ectoderm und blinder Entodermkuppe noch fast ganz ungeformt liegen bleiben, und dass von sonstigen Organanlagen nur die Chorda bis an die hintere Grenze eben dieser Prämandibularelemente und die vordersten ventralen Längsgefäße als noch fast wandungslose Endothelzellgruppen zwischen Vorderdarmwand und innerer oder Visceralamelle der mandibularen Seitenplatten angetroffen werden.

Die nächste Phase in der Anbahnung definitiver Gestaltung des Vorderkopfmesoderms betrifft nun die bestimmtere Gruppirung der-

jenigen Urwirbel- und Seitenplattenabschnitte, aus welchen die späteren Muskeln des Auges, der Kiefer und des Zungenbeinapparates hervorgehen.

Die Mandibularhöhle selbst hatten wir verlassen als einen von mannigfach gefalteten und gekrümmten Wandungen umschlossenen Hohlraum, dessen ventrale Basis wie eine Art Stiel sich auffassen ließ, von welchem aus nach vorn und oben drei oder vier kleinere unregelmäßige, z. Th. wieder in einander mündende Hohlräume sich abzweigten, deren Wandungen unregelmäßig gestaltet, geknickt, mit einander verbunden waren und schließlich in die zusammengepresste Urwirbelhöhle einliefen, welche in unvollkommener Theilung den dorsalsten und zugleich innersten Theil dieser Gesammthöhle bildete (Taf. 2 Fig. 12—16). Caudalwärts stößt dieser dorsalste Theil der Mandibularhöhle an die vorher geschilderten rudimentären Urwirbel an, aus welchen ausschließlich, nach aller Ontogenetiker übereinstimmender Angabe das Material des M. rectus externus hervorgehen soll (Taf. 2 Fig. 16—18); frontalwärts steht sie in Contact mit der noch indifferenzirten Masse der Prämandibularhöhle, aus welcher später die sämmtlichen, vom Oculomotorius innervirten Augenmuskeln sich bilden.

Ich habe schon auf pag. 11 erwähnt, dass eine äußerste, lateral und dorsal gelegene Partie der Mandibularhöhle sich auf später darzustellende Weise in den M. obliquus superior umwandelt (Taf. 2 Fig. 1 u. 2, 8 u. 9); jetzt will ich sagen, was aus dem übrigen Theil wird.

Zunächst erfährt der vordere Theil des dorsalen Hohlraumes, also derjenige Theil der gesammten Höhlung, welcher ursprünglich als ein schmaler, zusammengepresster Urwirbelspalt erschien und in die vorderen gekrümmten Seitencanäle überging, eine wesentliche Vergrößerung: er wird zur Haupthöhle des gesammten Gebildes. Den Raum für eine solche Ausdehnung gewährt zunächst das gesammte Anwachsen des Embryonalkörpers, dann aber noch in speciellerer Weise eine Verengerung des ursprünglich fast halbkugelig vorgewölbten Spritzlochsackes, der sich bei weiterer Ausbildung lateralwärts verschmälert, mit diesem schmaleren Theil an das Ectoderm anstößt und sich hier in einer später zu beschreibenden Weise zur Spritzlochspalte öffnet. Durch diese Zunahme erlangt der Hohlraum der Mandibularhöhle eine Art Ballongestalt: ventralwärts läuft derselbe in den nach wie vor schmalen, ja vielleicht noch verschmälerten Raum aus, der ursprünglich rein ventral, zwischen den in

einander übergehenden beiden Seitenplattenlamellen bestand; dorsal und nach hinten bleiben noch längere Zeit und in etwas selbständigerer, weniger zusammengepresster Form die zwei hinteren Seitenplattencanäle bestehen, welche den Hohlraum der Gesammthöhle mit dem hinteren Urwirbeltheil der Mandibularhöhle und dem vorderen der sog. 3. Kopfhöhle, d. h. einem derjenigen Urwirbel verbinden, die in die Bildung des Rectus externus aufgehen (Taf. 2 Fig. 13—16).

Bei weiterem Wachsthum fängt die viscerale Lamelle all dieser Seitenplattencanäle an, sich aufzulösen. Zunächst weichen die bisher so stark zusammengepressten und vielfach verwachsenen Wandungen etwas aus einander, so dass man auch besser erkennen kann, dass es sich hier in der That um drei oder vier fächerförmig gestellte Hohlräume handelt, die allesammt in der Gegend der Kopfbeuge resp. mehr oder weniger nahe an ihrem Scheitelpunkt in den eigentlich ventralen Theil der Mandibularhöhle münden, aus welchem sich der spätere Adductor mandibulae entwickelt (Taf. 2 Fig. 6, 17, 18); dann lösen sich die an einander stoßenden Wände der Canäle als einheitliche Wandungen auf, und das sie bildende Zellmaterial liegt mesenchymartig an ihrer Stelle (Taf. 3 Fig. 18); es bleibt aber mit den eigentlichen dorsalen, die ursprünglichen Urwirbel repräsentirenden Bezirken noch in so fern im Zusammenhang, als diese die obere, dorsale Grenze dieses ganzen sich auflösenden Bezirkes darstellen und ihrerseits eine doppelte Reihe eng an einander stoßender Zellen bilden, welche sich caudalwärts ohne Unterbrechung an die Urwirbelelemente des von den Autoren als 3. Somit behandelten späteren M. rectus externus anschließen (Taf. 2 Fig. 17 u. 18, Taf. 3 Fig. 19). Wir werden später sehen, dass der vorderste Abschnitt des definitiven M. rectus externus aus eben diesen Urwirbelabschnitten der Mandibularhöhle hergestellt wird, und dass an ihm noch lange Reste jener sich auflösenden visceralen Lamelle der zugehörigen Seitenplatten zu erkennen sind.

Wir können nun schon, zur Erleichterung des Verständnisses dieser complicirten Verhältnisse, die einzelnen Bestandtheile mit den Namen der definitiven Bildungen, die aus ihnen hervorgehen, bezeichnen: und so haben wir in den dorso-lateralen Theilen den M. obliquus superior, in der Serie der eigentlichen Urwirbel der Mandibularhöhle das vorderste Stück des M. rectus externus und in dem langen, rein ventralen, aber dorsal bis zum Scheitelpunkt der Kopfbeuge aufgerichteten Abschnitte der Seitenplatten

den Kaumuskel mit seinen verschiedenen Differenzirungen vor uns.

Wie sehr diese Analyse der Mandibularhöhle von der bisher gültigen Auffassung divergirt, brauche ich kaum zu betonen. Dass der Obliquus superior als der ausschließliche Repräsentant des Urwirbelabschnittes der Mandibularhöhle angesehen ward, ist bekannt, eben so auch, dass seine Innervation durch den dorsal höchst gelegenen Nerven, den Trochlearis, so viele Schwierigkeiten des Verständnisses bereitete; ob es durch diese nun genauer durchgeführte Analyse der Mandibularhöhle gelingen wird, diese Schwierigkeiten aus dem Wege zu räumen, wird an anderer Stelle erörtert werden.

Da nun die zwar geringfügigen, aber doch durchaus deutlichen und überall nachweisbaren Reste der eigentlichen Urwirbelpartie der Mandibularhöhle in die Composition des M. rectus externus aufgegangen sind, so begreift sich viel besser, wie dieser Muskel zu seiner Insertion am Bulbus oculi gelangen konnte, was keineswegs so leicht war, wenn er ausschließlich aus den von den Autoren als 3. Kopfhöhle benannten Bildungen hervorgehen sollte, und es bleibt innerhalb des Rahmens unserer bisherigen Anschauungen — denen zufolge die eigentlichen Urwirbel von ventralen Spinalnerven innervirt werden — dass der gesammte Rectus externus vom Abducens innervirt wird, mithin auch seine vordersten, aus der Mandibularhöhle hervorgehenden Abschnitte.

Schließlich gewinnen wir aber auch eine neue und wahrlich nicht nebensächliche Auffassung von der Bedeutung des Adductor mandibulae, den die vergl. Anatomie als serial homodynam mit den übrigen Kiemenmuskeln, speciell mit dem als Adductor arcuum visceralium beschriebenen Theil derselben ansah. Eben so wie die spätere Spritzlocharterie nicht mit einer der eigentlichen Kiemenarterien homologisirt werden kann, eben so wenig kann die Gruppe des Adductor mandibulae mit den Adductores der übrigen Kiemenbögen homologisirt werden: ihr Ursprung und die Elemente, aus deren Umbildung sie hervorgeht, sind andere und mannigfaltigere, als die der eigentlichen Kiemenbögenmuskeln. Aus all diesen Gründen ist die genaueste Feststellung der Entwicklungszustände der ganzen Mandibularhöhle von hohem morphologisch-phylogenetischem Interesse, und die Verfolgung ihrer verschiedenen Phasen durch die verschiedenen Formen der Selachier hindurch von größter Bedeutung.

Um aber die Beschreibung dieser Aus- und Umbildungen mit

einiger Anschaulichkeit vornehmen zu können, bedarf es einer lückenlosen Serie von Entwicklungsstufen, welche mir von *T. marmorata* leider noch nicht zur Verfügung stehen, wesshalb ich die Darstellung der weiteren Differenzirung der Mandibularhöhle hier abbreche und erst bei *T. ocellata* weiter verfolgen werde, woselbst auch die genauere Entwicklung des Rectus externus beider *Torpedo*-Arten dargestellt werden soll.

b. *Torpedo ocellata.*

Die Ähnlichkeit der beiden *Torpedo*-Arten in der Disposition und Entwicklung des Kopfmesoderms ist uns schon aus der 18. Studie bekannt, aber bei aller Ähnlichkeit bestehen doch genug Abweichungen der einen Art von der anderen, so dass ein geübtes Auge ziemlich rasch an Horizontal- oder Sagittalschnitten erkennt, ob *T. marmorata* oder *T. ocellata* ihm vorliegt. Es ist nicht allein die geringere Größe der Embryonen von *T. ocellata*: die einzelnen Urwirbel haben ein anderes Gepräge, als die homologen Theile von *T. marmorata* — ein Gepräge, das zwar in Worten schwer auszudrücken ist, dem Auge aber doch bald auffällt.

Dass solche Unterschiede schon in den allerersten Stadien sich geltend machen, ist übrigens nicht etwa eine Eigenthümlichkeit der beiden *Torpedo*-Arten: jede Selachierart hat ihre unterscheidenden Besonderheiten, ihren Habitus; wie schon die Darstellung der Occipitalsomite lehrte, kann man auch zwischen *Scyllium*, *Mustelus* und *Pristiurus* constante Unterschiede wahrnehmen; und wir werden im Verlauf der weiteren Darstellung erkennen, dass die Unterschiede zwischen den Torpedines und den *Raja*-Arten in vielen Punkten noch beträchtlichere sind, als zwischen *Torpedo* und z. B. *Scyllium*. Desshalb erlangt das Studium der Entwicklungsweise jeder einzelnen Selachierart Bedeutung für die Aufhellung der Phylogenie und lässt die Hoffnung begründet erscheinen, dass aus der fortgesetzten Erweiterung unserer ontogenetischen Übersicht noch weitere Ergänzungen des Baumaterials gewonnen werden dürften, aus welchem neue Einsichten für die phylogenetische Geschichte abgeleitet werden können.

Ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen *T. marmorata* und *ocellata* ist in der kürzeren gedrungeneren Form des Vorderendes der Embryonen von *T. ocellata* von 1,5 mm Länge zu sehen. Wie es scheint, steht diese Gedrungenheit mit dem Umstande in

Zusammenhang, dass die Krümmung der Kopfplatten und der Bodenplatte der Medullarwülste schon früher und stärker einsetzt, als bei *T. marmorata*, jedenfalls schon ehe eine Spur von Aufbiegen der Kopfplatten dorsalwärts zur Anbahnung der Rohrstructur der Medullarwülste stattfindet. Es macht sich sogar an der allervordersten Spitze des Embryonalkörpers bei *T. ocellata* eine hakenförmige Umbiegung der im Ectoderm auslaufenden Kopfplatten bemerkbar — eine Umbiegung, die sich als Einknickung des Anfangs der ventralen Ectodermwandung ausspricht. Diese Einknickung hat indessen nichts mit der späteren Kopfbeuge zu thun.

Neben dieser stärkeren Krümmung der Kopfplatten zeichnet sich der Embryo von *T. ocellata* auch durch ein stärkeres Lumen des Vorderdarmes vor *T. marmorata* aus — was sich besonders auf Horizontalschnitten bemerkbar macht. Ob es mit diesen beiden Eigenthümlichkeiten zusammenhängt, dass das Mesoderm des Vorderkopfes bei *T. ocellata* weniger prägnant ausgebildet ist, als bei *T. marmorata*, möge dahingestellt bleiben: aber eine Thatsache ist, dass die Grundlage derjenigen Mesodermabschnitte, aus denen die Mandibularhöhle hervorgeht, bei *T. ocellata* weniger deutlich die ursprüngliche Zusammensetzung aus Urwirbeln zur Schau trägt, als bei *T. marmorata*. Es besteht durchgehends eine größere Lockerung in dem Gesammtgebiet des Vorderkopfmesoderms, und obwohl auch in der Gegend des späteren Spritzlochsackes noch Andeutungen von urwirbelartiger Anordnung der Mesodermzellen zu finden sind, so lassen sich dieselben doch an Deutlichkeit mit denen von *T. marmorata* nicht vergleichen.

Im Großen und Ganzen verlaufen die anfänglichen Gestaltungsvorgänge bei *T. ocellata* wie bei der Schwesterart, und es wird nicht nöthig sein, dieselben nochmals zu wiederholen. Dass die Folgen der Verengerung des Raumes im Vorderkopf zufolge all der zur Kopfbeuge führenden Vorgänge in einer Zusammendrängung des Mesoderms bestehen, dass die ventrale Ectodermpartie sich krümmt und schließlich einknickt, dass mithin auch an dem Scheitelpunkt dieser Einknickung das Mesoderm eben so wie bei *T. marmorata* mit seinen dorsalen und ventralen Bestandtheilen in engste Berührung bei fast völliger Ausschaltung der lateralen Seitenplattentheile tritt, will ich nur aussprechen, weil es Angelpunkte der Vorderkopfgestaltung sind, die man unter allen Umständen fest im Sinne behalten muss.

Als eine wichtige Modification des Bildes, das die Vorgänge bei der Formation der Mandibularhöhle von *T. ocellata* gegenüber

denen von *T. marmorata* gewähren, muss ich aber die Gestaltungen bezeichnen, welche die Seitenplatten durchmachen, ehe sie zu denselben definitiven Bildungen führen, welche bei den Selachiern oder wenigstens den Arten der Gattung *Torpedo* die Muskulatur des Auges, des Spritzloches und des Kieferapparates darstellen.

Während bei *T. marmorata* die Anlage des Spritzlochsackes das Seitenplattenmaterial der Mandibularhöhle so stark zusammendrängt, dass die einzelnen Canäle, welche von den Urwirbeln ursprünglich mehr oder weniger parallel zu dem ventralen Schlussstück der Seitenplatte führen, frontalwärts so zusammengeschoben werden, dass sie fast ganz in dem vordersten Theil des Hohlraums jenes ventralen Schlussstückes convergiren, event. sogar zusammenfließen und nur selten getrennt erscheinen, wie auf Taf. 2 Fig. 13 u. 14, ist bei *T. ocellata* diese Zusammendrängung weniger stark, und es bleibt den Seitenplattencanälen eine größere Selbständigkeit gewahrt, wie auf den mehr schematischen Abbildungen Taf. 4 Fig. 14, 16, 20 zu erkennen ist. Der ventrale Abschnitt derselben wird nicht so weit nach vorn zusammengeschoben; die Canäle münden auf einer längeren Strecke in den gemeinsamen ventralen Hohlraum der Seitenplatten, und man kann sie auf größere Strecken isolirt wahrnehmen.

Da mir aber diese Verhältnisse von wesentlicher Tragweite zu sein scheinen, so halte ich es für meine Pflicht, davon genaueste Rechenschaft zu geben und auch die hauptsächlichsten Variationen, welche mein reiches Material mich kennen gelehrt hat, hier zu beschreiben.

Ich habe schon betont, dass in der Gesammtdarstellung des Mesoderms bei *T. ocellata* eine größere Lockerung herrscht, als bei *T. marmorata*, was ja auch bei den Occipital- und Rumpfwirbeln der Fall ist, wie ein Blick auf die Tafeln (Taf. 6 Fig. 5) der 18. Studie lehrt. Die einzelnen Zellen liegen lockerer neben einander, die Conturen der Urwirbel und der Seitenplatten sind weniger scharf begrenzt, und so ist es auch schwerer, bei Stadien von ca. 2 mm Länge in den Theilen der Mandibularhöhle von *T. ocellata* die Zusammengehörigkeit der Urwirbel und ihrer Seitenplattenabschnitte festzustellen. Ich würde es Niemand verübeln, der, ohne die späteren Stadien gesehen zu haben, es für illusorisch erklärte, an so jungen Stadien etwas Anderes als eine regellose Anhäufung von Mesodermzellen sehen zu wollen. Aber eben die späteren Stadien gewähren ein ganz anderes Bild und erlauben demgemäß, auch in den 2 mm langen Stadien bereits eine gewisse Anordnung der Mesodermzellen aufzufinden.

Um aber ein einigermaßen anschauliches Bild von der Anordnung des Mandibularhöhlenmesoderms und seiner Composition zu geben, halte ich es für nützlich, zuerst die Beschreibung eines etwas älteren, in Sagittalschnitte zerlegten Stadiums zu geben, etwa von Embryonen von 4—5 mm Länge. Es wird danach leichter sein, sich die Verschiebungen klar zu machen, welche von Anfang an und in den Zwischenstadien von 2—4 mm Länge erfolgen, um jenes ältere Stadium zu erreichen.

Im Stadium von 4—5 mm Länge (Taf. 4 Fig. 16—21 u. Fig. 22—23) — es variirt natürlich die Reife des Embryos, und die Maße sind nur annähernd genau — hat die Kopfbeuge schon eine beträchtliche Entwicklung erreicht. Aus der ursprünglich geraden ventralen Wandung des Vorderkopfes ist eine tiefe Einbuchtung geworden, die aber einen weniger spitzen Scheitelpunkt aufweist, als bei *T. marmorata*. Die Kopfbeuge ist abgerundeter als bei jener, was aber nicht hindert, dass der hintere Schenkel, also diejenige Ectodermpartie, aus welcher später die Mundspalte sich bildet, schon beträchtlich schräg gerichtet ist, so dass er auf der sagittalen Mittelebene des Körpers fast parallel mit dem vorderen Schenkel, der ectodermalen Begrenzung des späteren Gaumendaches, liegt. Zwischen beiden ist der tiefste Theil der Kopfbeuge eine kurze gerade Linie, auf deren Innenseite der Sinus cephalicus liegt, aber von dem Ectoderm der Kopfbeuge getrennt durch eine dünne Lamelle des Mesoderms. Die Augen sind an diesem Embryo schon deutlich zu erkennen, aber noch ist keine Spur der Linse vorhanden, somit auch noch keine Spur der Einstülpung der späteren Retina. Die Ganglienleiste des Vorderkopfes ist bereits stark entwickelt, ihre nähere Beschreibung wird in einer späteren Studie gegeben werden.

Mit der Entwicklung der Kopfbeuge hat natürlich die des Entoderms, der Chorda, der vorderen Blutbahnen und der Mandibularhöhle gleichen Schritt gehalten — hier aber soll zunächst nur von letzterer gesprochen werden. Auf der sagittalen Mittelebene berühren sich Entoderm und Ectoderm, den Durchbruch der Mundspalte vorbereitend. Neben derselben aber liegt jederseits das ursprünglich ventrale Stück der hier nicht zur Vereinigung gelangten Seitenplatten, aus dem später der Adductor mandibulae hervorgeht, ist aber gleichfalls aus seiner ursprünglichen, der Längsachse des Körpers parallelen Richtung in eine schräg nach vorwärts und aufwärts gewendete übergegangen. Verfolgt man nun dieses, der späteren Mundöffnung

benachbarte, aus lateraler und visceraler Lamelle bestehende Basalstück der Mandibularhöhle nach den Seiten des Körpers, so sieht man, wie allmählich der Innenraum zwischen beiden Lamellen sich etwas erweitert, bis er sich dorsalwärts zu theilen beginnt, so dass die Gestalt eines Y daraus hervorgeht. Diese Theilung geschieht auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos in ungleicher Höhe, woraus allein schon folgt, dass es sich um einen variablen Factor handelt: auf der einen Seite geschieht sie auf halber Höhe des Mandibularbogens, auf der andern auf zwei Drittel seiner Höhe.

Verfolgen wir nun die beiden Arme des Y weiter, so sehen wir den der Spritzlochspalte nächstliegenden, also hinteren, auf sechs weiteren Schnitten sich als mehr oder weniger geschlossenen Canal dorso-lateralwärts erstrecken und dabei einen von dem andern Arm des Y durchaus gesonderten Verlauf festhalten. Erst auf dem siebenten Schnitt verliert sich die Deutlichkeit seiner Wandung, und es macht den Eindruck, als habe eine weitere Spaltung des Lumens stattgefunden, die Wandungen seien aber in einem gewissen Auflösungsprocess begriffen und nur noch stückweise erhalten. In der That sieht man das hintere der secundären Theilstücke fast dorso-caudalwärts und auf die Urwirbel des späteren M. rectus externus zu gerichtet, also auch über den dorsalen Rand des Spritzlochsaekes hinübergreifend, während das vordere in der Gesammtwandung der Mandibularhöhle aufgeht und seinen Hohlraum als gesonderten Canal verliert (vgl. Taf. 5 Fig. 1—5).

Der vordere der primären Y-Arme des Basalstückes verläuft fast parallel dem hinteren Schenkel der Ectodermwandung der Kopfbeuge, also parallel einem Theil der ursprünglich rein ventralen Wandung des Vorderkopfes — was auch nicht Wunder nehmen kann, da er eben die ursprüngliche ventrale Partie der Seitenplatten der Mandibularhöhle bildet. Mit seiner vorderen, also der eigentlich ventralen Wandung biegt dieser Canal sich, der Kopfbeuge folgend, frontalwärts und erweitert gleichzeitig sein Lumen bald nach der Abzweigung des hinteren Armes. Seine hintere Wandung wird begrenzt durch den zu großem Umfang gediehenen Sinus cephalicus, der die ganze Mandibularhöhle von der viseeralen Seite her lateralwärts zusammendrückt. Die Außenseite des Sinus cephalicus stößt an die viscerale Lamelle der Mandibularhöhle, deren Wandungen sich stark verdünnen, zugleich aber, ebenso wie die parietale Wandung, eine Menge Faltungen aufweisen, deren Verlauf zu unregelmäßig ist, als dass man ihn beschreiben könnte. Die Bedeutung

und der Ursprung dieser Faltungen scheint aber darin zu bestehen, dass dieser Theil der Mandibularhöhle die ursprüngliche dorsale Partie der Seitenplatten darstellt, welche den vier, von mir angenommenen, in der Mandibularhöhle vereinigten Somiten zugehören, aber nicht mehr wie die Seitenplatten des Rumpfes oder selbst noch der hinteren Occipitalsomite sich einfach dorso-ventralwärts erstrecken, sondern durch die mannigfachen Umlagerungen der Organe des Vorderkopfes, die Ausbildung des Spritzlochsackes, des Sinus cephalicus, vor Allem aber der Kopfbeuge, zu den sonderbarsten Umbildungen gedrängt werden. Wir werden später sehen, dass der größte Theil dieser Faltungen eben so wie die dorsalen Theile der primären und secundären Y-Arme der Mandibularhöhle der Auflösung verfallen und als Mesenchym an der Ausbildung definitiver Organe des Kopfes keinen directen Antheil mehr erlangen.

Bei dem Embryo (Mayer 422), der um weniges älter als der vorige ist, findet sich eine Spaltung des Basalstückes erst auf der Höhe des Scheitelpunktes der Kopfbeuge, oder weniges früher — jedenfalls beträchtlich weiter frontalwärts, als bei dem vorigen Embryo. Der hintere der so gebildeten Y-Arme theilt sich aber sofort von Neuem, und seine beiden Theilungsarme laufen fast rechtwinkelig aus einander, der hintere gleichfalls zu den Urwirbeln des späteren Rectus externus, der vordere zu dem hintersten Urwirbel der Mandibularhöhle. Der vordere Y-Arm des Basalstückes erweitert sich gleich nach der Spaltung zu einem ballonartigen Raum, dessen vordere Wandung über die Kopfbeuge hinaus bis zur dorsalen Grenze der Mandibularhöhle reicht und ihre vorderen Urwirbel einschließt. Der Unterschied der durch die primäre Spaltung hervorgerufenen Theile der Mandibularhöhle besteht also im Wesentlichen darin, dass die vordere Abtheilung einen ballonartig aufgeblasenen Hohlraum umschließt, während die hintere sich in zwei weitere Canäle gabelt.

Die gleiche Theilung in eine vordere einheitliche, blasenförmige Abtheilung und eine hintere gespaltene zeigt auch der nur 4 mm große Embryo (XXXVIII 77), unterscheidet sich aber von beiden Vorgängern durch den fast bis an den Ursprung gespaltenen Canal des Basalstückes. Auch bieten die Faltungen des oberen Theiles der Mandibularhöhlenwandung mancherlei sonderbare Bilder dar: Übergänge des Hohlraumes der vorderen ballonförmigen Abtheilung in den vorderen der beiden Canäle des hinteren Stückes, und ebenso Querverbindungen der beiden hinteren Canäle.

Bei einem halben Dutzend von 4 mm langen Embryonen zeigt sich mit geringen Abweichungen dieselbe frühe Spaltung des Basalstückes und die breite Entfaltung der secundären hinteren Theilstücke. Dagegen zeigt ein halbes Dutzend 5 mm langer Embryonen das einheitliche Basalstück sehr viel länger und die Spaltung erst auf der Höhe des oberen Theiles mehr oder weniger neben dem Scheitelpunkt der Kopfbeuge, wie die beiden zuerst geschilderten Embryonen. Offenbar hängt dies mit der stärkeren Knickung zusammen, welche an dem Scheitelpunkt der 5 mm langen Embryonen gegenüber den nur 4 mm langen zu erkennen ist. Dass in Folge dessen die Richtung des hinteren Schenkels der Kopfbeuge eine steilere ist, und dass zugleich, in Folge der Zunahme der Körpergröße, auch der ganze Mandibularbogen sich besonders in der Höhe ausdehnt, erklärt noch weiter die Verschiebung jenes Spaltungspunktes nach oben — müssen wir doch immer daran festhalten, dass die Vorderseite der Wandung des Basalstückes ursprünglich eine rein ventrale Bildung ist und der Einknickung der ventralen Ectodermwand des Vorderkopfes, also der Kopfbeuge folgend, sich so aufrichtet, dass die ursprünglich ventrale Begrenzung des Seitenplattenbezirkes der Mandibularhöhle zur vorderen, also frontalen Begrenzung wird. Dadurch wird der Winkel der Seitenplattencanäle, welche von den Urwirbeln der Mandibularhöhle ursprünglich ventralwärts gerichtet sind, nachdem sie erst von dem sich vorwölbenden Spritzlochsack nach vorn verdrängt wurden, ein immer spitzerer; die ursprünglich neben einander liegenden Einmündungen der Canäle in den ventralen Hohlraum drängen sich zusammen und verschmelzen mit ihren Wandungen; allmählich verschwinden diese verschmolzenen Wandungen, und statt ihrer tritt das mehr oder weniger einheitliche Basalstück auf; als letzter Rest der in dasselbe aufgegangenen Canäle bleibt eine verbreiterte Wandung zurück, die wir erst später in ihrer morphologischen Bedeutung näher kennen lernen werden.

Der ganze Umgestaltungsprocess der Mandibularhöhle sowohl vor als nach dem Zeitpunkt, wo die erste Einbiegung der Kopfbeuge an dem ursprünglich gerade gerichteten ventralen Ectoderm des Vorderkopfes sich geltend macht, besteht somit darin, dass das Zellmaterial der Seitenplatten, und natürlich auch die von ihm umschlossenen Hohlräume, eine ununterbrochene Verschiebung erleiden. Ihre ursprünglich den Vorderdarm gleichmäßig umfassende Lagerung verschiebt sich zunächst durch die Vorwölbung des Spritzlochsackes: diese Vorwölbung drängt das Seitenplattenmaterial von hinten nach

vorn zusammen; dabei erfährt die zwischen Rücken und Bauch in der Mitte liegende Partie die stärkste Dislocation und wird völlig aus ihrer Anfangslage verdrängt. Durch die schon vorher und gleichzeitig geschehende, fortgesetzt zunehmende Krümmung der Bodenplatte des Medullarrohres — also des späteren Zwischen- und Vorderhirns — wird der Raum für die Entfaltung der Mandibularhöhlenbestandtheile dorsal und frontal eingeengt, und durch die nun eintretende Einbiegung und schließliche Einknickung der ventralen Ectodermwandung behufs Herstellung der Kopfbeuge wird das ganze System der Canäle und Wandungen so verlagert, dass letztere den Eindruck hervorrufen, als seien sie ausschließlich dorsale Anhängsel eines mit den Muskelschläuchen der übrigen Visceralbogen seriell homologen, in der Hauptsache dorso-ventral gerichteten vordersten Muskelschlauches. Dies ist indessen nicht der Fall, und die genetische Gleichstellung der übrigen Visceralbogenschläuche mit dem Mandibularschlauch beruht theilweise auf einem Irrthum: erstere enthalten hauptsächlich laterale Zellmassen der Seitenplatten, letzterer dagegen hauptsächlich ventrale. Noch weniger aber darf man daran denken, den Adductor mandibulae mit den als Adductores arcuum visceralium benannten kleinen mittleren oder proximalen Theilstücken der Kiemenmuskelschläuche der übrigen Visceralbogen vergleichen zu wollen: ihnen gegenüber steht er durchaus isolirt und repräsentirt eine für sich bestehende gewaltige Muskelgruppe, von deren morphologischer Bedeutung nur im Anschluss an die Gesammtveränderungen des Vorderkopfes eine ausreichende Anschauung gewonnen werden kann.

Ich wende mich nun zu den weiteren Umgestaltungen der Componenten der Mandibularhöhlen — Umgestaltungen, die im Wesentlichen im Zugrundegehen einiger Abschnitte des Gesammtgebildes und in der Ausbildung des Überbleibenden zu sehr verschiedenartigen Muskeln des Kopfes und Auges bestehen.

Zu Grunde gehen die gesammten ursprünglich seitlich gelegenen Abschnitte der Seitenplatten, welche in die Bildung der primären und secundären Schenkel des Y aufgingen; zu Grunde geht ferner die ganze dorsale Partie der Seitenwandungen des Somitenabschnittes der Mandibularhöhle mit Ausnahme des vordersten und äußersten Abschnittes, welcher den zwei vordersten Somiten zugehört; zu Grunde geht auch das ursprünglich frontal gelegene Stück der ventralen Wandung, welches in dem vorderen Schenkel des Y enthalten ist.

Erhalten bleibt 1) die ganze ursprünglich ventrale Partie der Seitenplatten der Mandibularhöhle, in welche von Anfang an die Canäle der Seitenplatten, die von den Somiten herkommen, einmünden sollten, woran sie jedoch zuerst durch die Ausbildung des Spritzlochsackes, dann aber durch die immer stärker werdende Kopfbeuge und ihre translocirenden Einflüsse gehindert werden, um auf die frontal-dorsale Partie zusammengeschoben zu werden. Erhalten bleiben 2) die eigentliche Myotompartie aller die Mandibularhöhle zusammensetzenden Somite und 3) die seitlichen und oberen Wandungen der beiden, von mir angenommenen, vordersten Somite, aus welchen der M. obliquus superior hervorgeht, der also nach dieser meiner Auffassung Theilen zweier Metameren entspricht; aus den Myotomresten der gesammten Mandibularhöhle aber wird der vordere Theil des M. rectus externus, der somit ursprünglich aus einer langen, 6—8 Metameren zählenden Körperstrecke entsteht. Aus dem ventralen Theil der Seitenplatten endlich wird, wie schon oben gesagt, die gesammte Kiefermuskulatur.

Die einzelnen Schritte, die zu diesen Ergebnissen führen, will ich nur in Kürze angeben. Dass die Äquivalente zweier Metameren ihre Bestandtheile zur Bildung des M. obliquus superior abgeben, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit an Stadien von 6—8 mm Länge, sowohl bei *Torp. ocellata* wie auch bei *T. marmorata* feststellen; wir sahen schon früher, dass der vordere Theil der Mandibularhöhle, welcher auf dem vorderen Schenkel des Y saß, aus den beiden vordersten Somiten der Gesammthöhle bestand, deren Vereinigung zu einer Höhle doch nur selten so weit geht, dass in den jüngeren Stadien der dorsale Contur nur aus einem und nicht vielmehr aus zwei Bogen hervorginge. Wir werden später sehen, dass das Ganglion ciliare gerade an der Stelle gelegen ist, wo diese beiden Bogen sich berühren. Und da diese beiden vorderen Somite nicht ganz auf gleicher Höhe liegen, so ist auch ihre laterale Wandung, welche hauptsächlich das Material für den M. obliquus superior hergiebt, so gelagert, dass die auswachsenden Zellen jedes Somits zunächst in einer von der des anderen gesonderten Richtung auswachsen, also die des am meisten frontal gelegenen frontalwärts, die des anderen mehr dorsalwärts (Taf. 2 Fig. 1 u. 2 *Ob.s*). So erscheint denn anfänglich der M. obliquus superior aus zwei gesonderten und verschieden gerichteten Partien bestehend, die indess sehr bald sich so zusammenfügen, dass man von diesem doppelten Ursprung nichts mehr gewahr wird. Hinzufügen muss ich indess,

dass dieser doppelte Ursprung durchaus nicht bei allen Embryonen der beiden *Torpedo*-Arten zu constatiren ist, dass vielmehr oft genug die Trennung der beiden vordersten Somite schon in jüngeren Stadien entweder nicht durchgeführt oder aber bereits beseitigt ist, wenn zur Bildung des Obliquus superior geschritten wird. Das kann aber die zahlreichen Fälle in ihrer Bedeutung nicht entkräften, wo der doppelte Ursprung scharf und bestimmt zu erkennen ist.

Während aber die Wandung der vordersten Somite der Mandibularhöhle eine so prägnante Weiterentwicklung erreicht, findet ein Gleiches mit den hinteren Somiten nicht statt, vielmehr beginnen an dieser Region der Mandibularhöhle Auflösungsprocesse Platz zu greifen. Gleichzeitig damit — ob vielleicht damit ursächlich zusammenhängend? — bilden sich auf der Innenseite der Mandibularhöhle eine große Fülle von theils wandungslosen, theils allmählich sich mit Wandungen versehenden Blutgefäßräumen, welche sich so stark geltend machen, dass sie die viscerale Wandung des oberen Theils der Mandibularhöhle vor sich her schieben und ihr Lumen erst einstülpen und dann langsam auflösen (Taf. 2 Fig. 6 *Gef* Fig. 10 u. 18; Taf. 3 Fig. 13, 15, 18 *Gef*). Verfolgt man also auf Sagittalschnitten diesen oberen Theil, so gewahrt man zunächst die beiden Abschnitte des M. obliquus superior, dann die dorsale Wandung der zugehörigen Myotomabtheilungen und darunter allerhand unbestimmt concentrisch angeordnete Zellen, eben die eingestülpte Visceralwandung der Gesammthöhle. Hierauf folgen Andeutungen von Blutgefäßlacunen mit Blutkörperchen und auch Querschnitte durch wirkliche Blutgefäße, während sowohl die frontale Vorderwand, als auch ein Theil der Hinterwand der Mandibularhöhle erhalten bleiben, und die ganze Unterbrechung der visceralen Wandung eben nur auf einem eng umschriebenen Gebiet stattfindet. Die dorsale Wandung, ebenso wie die gesammte übrig bleibende hintere Partie der Mandibularhöhle führt caudalwärts ohne Unterbrechung in die Somite der sog. III. Kopfhöhle der Autoren über, aus welcher allein, nach der bisher geltenden Anschauung, die Elemente für die Bildung des M. rectus externus herstammen sollten. Verfolgt man indessen mit einiger Aufmerksamkeit alle die hier beschriebenen Einzelheiten in der Entwicklung der Mandibularhöhle bei *Torpedo*, so wird man auch hier sofort gewahr, wie völlig irrig diese Auffassung ist, und wie vielmehr die gesammte obere Partie derselben bis dicht an die Prämandibularhöhle hin und mit Einschluss eines Theils des Zellmaterials der

Myotomabschnitte der vorderen Somite, aus denen der Obliquus superior hervorging, zu dem Aufbau des M. rectus externus verwendet wird. So erklärt es sich auch, wie schon hervorgehoben, dass der M. rectus externus sich an den Augapfel inserirt (Taf. 5 Fig. 7 *Rect.ext.*), denn bei der Vollendung der Kopfbeuge liegt der Augapfel dem Vordertheil der Mandibularhöhle so dicht an, dass letztere sogar in einer der Querebene des Kopfes parallelen Richtung verläuft, und nur der hintere Theil des Muskels seine ursprüngliche Längsrichtung beibehält. Als vorderen Theil des Rectus externus kann man füglich denjenigen Abschnitt bezeichnen, welcher in Stadien von 8—12 mm Länge v o r dem Vorderrande des Trigeminus-Ganglions (Taf. 5 Fig. 8 u. 9), resp. des G. Gasseri gefunden wird, in dem Winkel, welchen hier das Gangl. Gasseri mit dem sog. Wurzelstiel des G. ciliare bildet. Dieser Theil der Mandibularhöhle zeigt später nicht nur einen ovalen Querschnitt, innerhalb dessen man noch lange, auch bei anderen Selachierembryonen, ein schmales Lumen erkennt, als letzten Rest des ursprünglich so großen Hohlraumes der ganzen Mandibularhöhle, sondern auch eine Höhenzunahme, welche auf das allerstärkste gegen die Partie contrastirt, welche aus den Somiten der III. Kopfhöhle stammt (Taf. 5 Fig. 8 *Rect.ext.* u. 11 *Rect.ext.Md.II*). Wie viele seiner Zellen zu Muskelfasern, wie viele zu Sehnen umgewandelt werden, geht uns hier nichts an — darüber mögen spätere Detailforschungen das Nähere feststellen.

Dass aber auch noch ein Abschnitt des h i n t e r dem G. Gasseri verlaufenden Rectus externus der Mandibularhöhle zugehört, ergiebt sich aus dem Zusammenhange dieses Abschnittes mit dem vorderen Schenkel des secundären Y der Seitenplattencanäle, von denen auf pag. 34 ff. näher gesprochen ward. So lange diese Canäle noch bestehen (Taf. 5 Fig. 1—6), kann man das ganz bestimmt feststellen, ebenso wie man auch feststellen kann, dass die hinteren Schenkel des secundären Y von den hinteren Somiten der Mandibularhöhle, der hintere Schenkel des primären Y aber von den vorderen Somiten der III. Kopfhöhle der Autoren herstammen, während die Seitenplatten der hinteren Somite dieser III. Kopfhöhle in die Formation des Muskelschlauchs der Hyoidhöhle aufgehen (Taf. 5 Fig. 5 u. 6).

Der Auflösungsprocess des mittleren Theiles der Mandibularhöhle umfasst eben diese Canäle, d. h., wenn wir bei dem Bilde des Y verbleiben, die primären und secundären Schenkel, also die eigentlichen Seitentheile der Seitenplatten. Da aber in die Formation des vorderen Schenkels des primären Y auch das vorderste Stück

der ursprünglich ventralen Partie der Seitenplatten eingegangen ist, so wird auch das aufgelöst, und der eigentliche Adductor mandibulae der Autoren baut sich nur auf aus dem hinteren, resp. unteren und mittleren Abschnitt der ursprünglich ventralen Partie der Mandibularseitenplatten. Festzustellen, wie die Differenzirung dieser Partie in all die einzelnen, besonders eingehend von Tiesing (Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskeln der Haie und Rochen. in: Jena. Zeit. 30. Bd. 1895 pag. 84—97) beschriebenen Muskeln stattfindet, wäre gewiss eine dankenswerthe Aufgabe, würde mich aber an dieser Stelle zu weit von der Hauptaufgabe abführen; es möge mir nur erlaubt sein, noch einmal darauf hinzuweisen, dass meine früher gegenüber Gegenbaur und Vetter geltend gemachte Auffassung von der Unthunlichkeit des Vergleichs und der Homologisirung des Adductor mandibulae mit den Adductores arcuum visceralium, auch dem Widerspruch Tiesing's (vgl. pag. 87 Anm. und pag. 90) gegenüber zu Recht bestehen bleibt, und dass die Mandibularhöhlenmuskulatur, entwicklungsgeschichtlich gefasst, gegenüber den anderen Visceralbogenmuskeln ein Ding sui generis bleibt.

An den hinter dem G. Gasseri befindlichen Abschnitt der Mandibularhöhle schließen sich nun noch drei weitere Somite an, deren Bestandtheile in die Bildung des M. rectus externus aufgehen. Es ist sehr lehrreich, diese Verhältnisse beider *Torpedo*-Arten eingehend darzustellen, da auch hieraus wieder erhellen wird, welche Bedeutung die Embryologie dieser Gruppe für die Feststellung der Urgeschichte des Wirbelthierkörpers hat.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die bisherige Auffassung, gestützt auf die Befunde bei *Pristiurus* und anderen Squaliden, den M. rectus externus als Äquivalent eines Somits, der III. Kopfhöhle, ansah. Nachdem ich aber in der 15. Studie die Bedeutung der Befunde an den Embryonen von *Torp. marmorata* hervorgehoben und für den Rectus externus eine Mehrheit von Myotomen in Anspruch genommen hatte, schloss sich zunächst Killian mir für *Torpedo ocellata* an; Severtzow aber widersprach und suchte für die gesammte Somitbildung des Vorderkopfes eine andere Auffassung einzuführen, die auf pag. 407—420 seiner Schrift aus einander gesetzt wird. Die Arbeit Severtzow's ist mit Recht als eine objective, von möglichst geringer Voreingenommenheit zeugende geschätzt worden: wenn ich trotzdem gezwungen bin, seine Resultate fast durchgehends als irrig hinzustellen, so wird man unschwer erkennen, dass ich dabei auf sehr viel umfangreichere und die vorhandenen großen

Complicationen durchdringendere Untersuchungen gestützt verfahre. Ich werde weiter unten eine genaue Kritik der thatsächlichen Angaben und der darauf basirten Anschauungen Severtzow's geben, hier aber will ich durch genauere Darstellung der Entwicklungsweise des Rectus externus erweisen, dass derselbe, wie ich bereits mehrfach aussprach, nicht nur die Elemente von vier Mandibularsomiten in sich schließt, sondern auch noch 2—4 caudalwärts davon liegende Metameren umfasst, die von Severtzow als ein Metamer und allein den Rectus externus bildend angesehen werden.

Den klarsten Beweis einer solchen multiplen Composition des Rectus externus liefern Sagittalschnitte durch etwa 9—11 mm lange Embryonen von *Torp. marmorata*, wie ich einen auf Taf. 2 Fig. 10 abbilde. Ein solcher Schnitt zeigt zwischen Medullarrohr und Hyoidkiemenspalte vier in der Längsrichtung neben einander liegende, unregelmäßig rechteckige resp. ovale Körper, welche eine einschichtige Zellwandung und einen von dieser umschlossenen Hohlraum aufweisen. Der vorderste dieser Körper zeigt eine Verlängerung frontalwärts, und auf dem lateralwärts folgenden Schnitt erkennt man diese Verlängerung als einen ähnlichen Körper, der aber einen Theil der dorsalen Wandung der Mandibularhöhle bildet und als solcher mit Zellelementen in Zusammenhang steht, welche, wie wir oben sahen, aus der Auflösung der Seitenplattencanäle der Mandibularhöhle stammen (vgl. Taf. 2, Fig. 17, 18). Die mehr medialwärts geführten Schnitte zeigen weiter, dass auch von den beiden vordersten jener unregelmäßig rechteckigen Körper lose Zellmassen nach dem Bezirk der Mandibularhöhle hinführen, während von den beiden hinteren Körpern ähnliche Zellmassen zu dem muskelbildenden Schlauch des Hyoidbogens gerichtet sind.

Diese von einander mehr oder weniger deutlich getrennten Körper lassen sich nun mit Sicherheit auf die von Anfang an, d. h. schon bei Embryonen von 2—3 mm Länge beobachteten und in der 18. Studie auf Taf. 6 Fig. 2 u. 3 abgebildeten, über dem Spritzlochsack gelagerten Urwirbel zurückführen. Sie sind durch die jetzt erweiterte Räumlichkeit des Vorderkopfes auch ihrerseits zu freierer Entfaltung gelangt und befinden sich nun in einer solchen Lage, dass sie auch dem Unerfahrenen sofort den Eindruck von vier in den Vorderkopf verlagerten Urwirbeln machen. Auf den Stadien von 4—8 mm Länge sieht man nun deutlich, dass von ihnen die Seitenplattenabschnitte ausgehen, welche theils in die Bildung der Hyoid-, theils in die der Mandibularhöhle aufgehen, dann aber

bei Embryonen von 8—9 mm Länge als geformte Bestandtheile zu Grunde gehen oder zur Bildung der knorpeligen Schädelgebilde Verwendung finden.

Da aber die beiden vordersten dieser vier Körper durch ihre Seitenplattenabschnitte zu der Bildung der Mandibularhöhle gehören, so folgt daraus schon von selbst, dass es sich bei diesen vier Körpern nach den über derlei Bestimmungen herrschenden Begriffen der traditionellen Morphologie nicht um ein Metamer handeln kann: es müssten wenigstens zwei sein, dessen vorderes in den Verband der Mandibular-, das hintere in den der Hyoidhöhle aufgehe. Es ist aber überflüssig, noch länger auf diese alten Vorstellungen Rücksicht nehmen zu wollen: sie sind mit mehr oder weniger Gewalt den ontogenetischen Thatsachen aufgezwungen worden, welche auch an dieser Stelle durch das Dogma von der »ursprünglicheren« Natur der Haie zu falschen Schlüssen gedrängt wurden. Wir werden später sehen, dass bei den Haien, so weit sie bisher bekannt wurden, die III. Kopfhöhle aus einer in die Länge gezogenen Blase besteht, und dass gelegentliche Varianten unbeachtet blieben. An *Torpedo* aber appellirte man nicht, obwohl gerade bei *Torpedo* Gründe dafür zu finden waren, dass in der That nicht ein, sondern drei bis vier Metameren in der III. Kopfhöhle der Autoren stecken, und dass diese Metameren sich eng an die davor gelagerten, gleichfalls in der Vierzahl in der Mandibularhöhle enthaltenen Metameren anschließen, so zwar, dass es zweifelhaft und dem persönlichen Ermessen frei gestellt bleibt, ob der vorderste jener in Taf. 2 Fig. 10 u. 11 abgebildeten Urwirbel mehr zu der III. Kopfhöhle der Autoren oder zu der Mandibularhöhle zu rechnen sei. Und dieser Zweifel allein reicht schon hin, zu beweisen, dass weder die III. Kopfhöhle noch die Mandibularhöhle den Anspruch haben, als einheitliche Formationen des Vorderkopfes angesehen zu werden.

Nun muss freilich zugegeben werden, dass nicht alle Embryonen von *T. marmorata* oder von *T. ocellata* diese Vierzahl so deutlich erkennen lassen, wie der auf Taf. 2 Fig. 10 abgebildete. Immerhin sind aber solche deutliche Bilder durchaus nicht selten, und auch die weniger deutlichen lassen fast immer erkennen, dass es sich um eine Vielzahl von Componenten handelt. Der Embryo XXXIII 214 ist fast ebenso klar wie 211; er misst gleichfalls 10 mm Länge. Embryo XXXIII 234 von 9 mm Länge weist dieselbe Klarheit auf, dagegen ist Embryo 236 weniger deutlich und zeigt die einzelnen Componenten miteinander in größerem Zusammenhange stehend.

Embryo 208 von 11 mm Länge (Taf. 2 Fig. 18) zeigt die hinteren Urwirbel ziemlich frei liegend, aber die vorderen zu einem gemeinschaftlichen Hohlraum verschmolzen, wodurch also in gewissem Sinne die Mandibularhöhle weiter nach hinten ausgedehnt erscheint. Bei den meisten 7—8 mm langen Embryonen ist noch keine deutliche Trennung der einzelnen Componenten erfolgt; Embryo 205 von 10 mm zeigt dagegen, abweichend von den anderen, eine Verschmelzung der hinteren Componenten — kurz, es ist keine durchgreifende Bestimmtheit vorhanden. Prüft man nun die weitere Entwicklung auf Stadien von 10—20 mm Länge, so gewahrt man, dass die Gesammtmasse des Muskels allmählich immer weiter nach vorn vorzurücken scheint: während anfänglich das hinterste Somit, welches an seiner Bildung betheiligt ist, bis hinter den Facialis reicht, sieht man, dass auf späteren Stadien das Hinterende des Rectus externus nur noch hinter dem Trigeminus zu erkennen ist, die Hauptmasse des Muskels aber neben und vor dem Trigeminus gefunden wird. Nach den alten Anschauungen konnte diese Thatsache sich nur so erklären lassen, dass der Muskel »gewandert« sei; denn da der Trigeminus die Mandibularhöhle kreuzt, die III. Kopfhöhle aber hinter der Mandibularhöhle liegt, war eine andere Erklärung nicht möglich. Nach unseren Beobachtungen verläuft jene scheinbare Umlagerung des Rectus externus wesentlich anders: die hintersten Partien, also die ursprünglich neben und vor dem Facialis gelegenen, verfallen z. Th. einem langsam fortschreitenden Auflösungsprocess, und erst diejenigen Theile, welche der Mandibularhöhle von Hause aus angehören, und die, welche unmittelbar darauf folgen, bilden den Körper des eigentlichen M. rectus externus.

Diese von hinten her zunehmende Auflösung der ursprünglich und noch bei 10—11 mm langen Embryonen die Substanz des Rectus externus bildenden Somite ist übrigens kein irgendwie auffälliges Ereignis; sie schließt sich vielmehr principiell dem Vorgange der Somitauflösung an, welche vor und hinter der Ohrblase stattfindet: hätten die Mandibularhöhlen-Urwirbel nicht Beziehungen zum Auge und in dessen Bewegung eine neue Function gefunden, so wären sie sicherlich auch dem Untergange verfallen, und vielleicht wäre dann nicht einmal mehr im Embryo eine Andeutung ihrer ursprünglichen Beschaffenheit übrig geblieben.

Gegenüber der von mancher Seite aufgeworfenen Frage, ob die eigentliche Muskelfaserbildung des Rectus externus im Einklang mit der bei den Rumpf- und Occipitalsomiten beobachteten, also nur in

der visceralen Lamelle derselben vor sich gehe, vermag ich eine ausreichend sichere, auf unmittelbare Beobachtung gestützte Antwort nicht zu geben. Es ist nicht leicht, den Antheil der einzelnen Zellbezirke, welche von Haus aus in die Bildung des Rectus externus aufgenommen werden, mit Bezug auf die Muskelfaserbildung zu controlliren. Sicher ist, dass noch bei Embryonen von 15—17 mm Reste der Urwirbelhöhlen im Inneren des dann schon Fasern aufweisenden Muskels wahrgenommen werden, und es scheint, dass diese Fasern auf der lateralen wie visceralen, resp. wo es sich um das vorderste Stück des Muskels handelt, auf der frontalen und caudalen Peripherie dieser Höhlenreste gefunden werden; welche Verlagerungen aber bei der vielfältigen Verschiebung Platz gegriffen haben können, wage ich nicht zu entscheiden und lasse desshalb die Frage offen, ob beide Wandungen Muskelfasern bilden. Sollte aber auf Grund einer solchen Discrepanz zwischen der Muskelbildung im typischen Rumpfwirbel und im Rectus externus Widerspruch gegen ihre serielle Homologisirung erhoben werden, so will ich gleich hier aussprechen, aber erst viel später ausführlich rechtfertigen, dass die Gründe, auf welchen ein solcher Widerspruch basirt, meiner Auffassung nach nicht die Tragweite haben, welche ihnen von mancher Seite beigelegt wird. Es ist in keiner Weise erwiesen, dass die gegenwärtig an Rumpfsomiten beobachteten Differenzirungen von Anfang an dieselben gewesen und keine Veränderungen durchgemacht hätten; es ist noch weniger erwiesen, dass die Metameren des jetzigen Kopfes keine andere Vergangenheit hätten haben können, als die des jetzigen Rumpfes: es ist vielmehr wahrscheinlich, dass beide Kategorien von Metameren von einer ursprünglicheren abgeleitet werden müssen, welche eine verschiedenartige Ausbildung nach mehr als einer Richtung ermöglichte, und dass vielleicht die jetzigen Rumpfmetameren in mannigfacher Beziehung von jenem gemeinsamen Typus mehr abweichen, als die Kopfmetameren. Unterschiede in der Ausbildung der einzelnen Abschnitte präjudiciren desshalb nicht a priori die Anerkennung ihrer ursprünglichen serialen Homologie; eine ausreichende Erörterung dieser Frage lässt sich aber erst geben, wenn nach weiteren Darlegungen über die Gesammtentwicklung des Vorderkopfes ein einigermaßen gesicherter Boden gefunden sein wird, von dem aus mit mehr Aussicht auf Erfolg diese Frage erörtert werden kann.

Die Bildung des M. rectus externus verläuft bei *T. ocellata* durchaus ähnlich wie bei *T. marmorata*; nur möchte ich bemerken.

dass ich genau so deutliche Scheidungen in einzelne blasenförmige Würfel, wie bei der letzteren Art vorkommen, bei *T. ocellata* nicht gefunden habe. Immerhin wird aber Derjenige, welcher Stadien von 3—13 mm in lückenloser Folge untersucht, fast wörtlich die Darstellung, welche ich von der Entwicklung dieses Augenmuskels bei *T. marmorata* gegeben habe, auch für die Embryonen von *T. ocellata* bestätigt finden und damit einen wichtigen Unterschied constatiren können gegenüber der Entwicklungsweise dieser Theile bei den Squaliden. Erst bei Stadien von 6—8 mm Länge fängt auch bei *T. ocellata* die Auflösung der von Anfang an über dem Spritzlochsack zusammengedrängten und mit einander eng verbundenen kleinen Somite an, deren vordere mit den Seitenplatten der Mandibularhöhle, deren hintere, den Facialis berührende, ja fast unter ihm liegende, mit denen der Hyoidhöhle in Zusammenhang stehen. Diese ursprünglich zusammenhängende Masse lockert sich, sobald durch das Anwachsen des Vorderkopfes und das Stärkerwerden der Hirn- und Kopfbeuge mehr Raum geschaffen wird; mit der Lockerung geht auch eine Art von Auflösung einzelner Abschnitte, besonders der verbindenden, zu den Seitenplatten führenden Theile Hand in Hand, gleichzeitig aber vergrößert sich der Innenraum jedes einzelnen der bisher zusammengepferchten Somite, so dass ähnliche Structuren sichtbar werden, wie wir sie bei *T. marmorata* beschreiben und abbilden konnten; und wenn so die Anzahl der ursprünglich hier angelegten, z. Th. auch der Mandibularhöhle angehörigen Somite deutlicher wird, so lässt sich auch hier wieder mit Sicherheit constatiren, dass die Elemente, aus denen der Rectus externus sich aufbaut, auch die vordersten Abschnitte der Mandibularhöhle in sich fassen, welche bis dicht an das Hinterende der Prämandibularhöhle hinanreichen und dorsalwärts mit den zum Obliquus superior sich umgestaltenden Abschnitten der Mandibularhöhle in ursprünglichem Zusammenhang stehen. Dass über Letzteres keine Spur eines Zweifels bestehen bleiben kann, lehren die Stadien von 8—16 mm Länge. Jeder, der mit der Entwicklungsgeschichte des Vorderkopfes der Selachier einigermaßen bekannt ist, weiß, dass die Mandibularhöhle außen von dem Ganglion Gasseri gekreuzt wird, von welchem ein weiterer commissuraler Nervenstrang nach vorn zum G. ciliare führt; zwischen beiden streckt sich der M. obliquus superior nach außen und oben, während das Ganglion ciliare ebenso die Prämandibularhöhle kreuzt, wie das G. Gasseri die mandibulare. Sieht man sich nun Sagittalschnitte eines *T. ocel-*

lata-Embryos von 16 mm Länge an, so findet man die commissurale Verbindung zwischen beiden Ganglien beträchtlich verkürzt, unter derselben aber, also zwischen den Ganglien, eine Muskelmasse, deren Faserrichtung schräg von innen nach außen geht, und die erst hinter dem G. Gasseri die Richtung von vorn nach hinten einschlägt. Diese Muskelmasse ist der Rectus externus, der also eine Knickung aufweist. Seine vordersten und zugleich äußersten Fasern oder Zellen erstrecken sich bis in die nächste Nähe des Auges, das aber in diesem Stadium noch keine irgendwie deutlich abgegrenzte Sclera besitzt, sondern nur von einem Gemisch von Mesenchymzellen umgeben ist, deren Abstammung vom Mesoderm oder Mesectoderm erst durch genauere Untersuchungen festgestellt werden muss. Es ist aber bemerkenswerth, dass diese vorderste, nach außen gerichtete Muskelmasse des Rectus externus von einem äußeren Aste des N. abducens ebenso innervirt wird, wie die hintere, innere, rostro-caudalwärts gerichtete von einem inneren Aste versorgt wird; beide Äste verschmelzen bei dem 16 mm langen Stadium zu dem Stamme des Abducens, der aber bei diesem Embryo kaum so dick erscheint, wie einer der beiden von ihm ausgehenden Äste. Der Stamm des Abducens läuft dann nach innen und schließlich nach hinten, bis er mit drei oder vier Wurzelsträngen auf der Höhe des Ohres in das Vorderhorn des Nachhirns einmündet, d. h. von dort ausgeht.

Es ist wichtig, gleich an dieser Stelle Fälle zu erwähnen, die noch weiteres Licht auf die hier stattgefunden habenden phylogenetischen Ereignisse werfen. Der Embryo XXXIX 689 von 17 mm Länge zeigt eine bemerkenswerthe Variante in den Verhältnissen des Rectus externus. An der Stelle, wo der rostro-caudalwärts gerichtete hintere Abschnitt dieses Muskels in den vorderen quer nach außen und vorn gegen den Augapfel gerichteten übergeht, nimmt dieser Muskel plötzlich eine durchaus ungewöhnliche Höhe an (Taf. 5 Fig. 7—11), d. h. sein dorso-ventraler Durchmesser wird 5 bis 6 mal länger als sein Breitendurchmesser, während in den normalen Fällen der Unterschied etwa 1 : 3 ist. Blickt man genau hin, so sieht man, dass dieses hohe Stück des Rectus externus, wenn man es Schnitt für Schnitt weiter nach der Außenseite des Embryos hinter dem Augapfel verfolgt, direct in den vorderen Theil der Mandibularhöhle übergeht, von welchem an der äußersten Spitze seitlich der Obliquus superior abging. Wäre der letztere Muskel nicht von seinem Ursprung abgelöst und weit nach oben und vorn über den Augapfel

hinüber gewachsen, so würde dieses hohe Stück des Rectus externus als Verbindungsstück bis in den Obliquus superior hineinführen, freilich unter der Commissur, welche Ganglion Gasseri und G. ciliare verbindet.

Ähnlich sind die Verhältnisse bei dem Embryo XL 739 von 18 mm Länge, wenn auch das vordere Stück nicht ganz so groß ist wie bei dem vorigen.

c. *Scyllium canicula.*

In den jüngsten Stadien sind die Unterschiede zwischen Embryonen von *Scyllium* und denen von *Torpedo* nicht von irgend welcher Bedeutung: auch bei *Scyllium* reicht das geschlossene Vorderende des Entoderms bis dicht an die Spitze des Vorderkopfes, der aus der Bodenplatte des Medullarrohres gebildet wird, die abgerundet in das frontale Ectoderm umbiegt, welches seinerseits in das ventrale Ectoderm sich fortsetzt und nach kurzem Verlauf auf den Dotter umbiegt — genau so wie bei *Torpedo*. Die Unterschiede treten erst in die Erscheinung, wenn es sich um die Gestaltung der Wandung der verschiedenen »Kopfhöhlen« handelt. Diese Unterschiede erkennt man am besten an Stadien von 3—6 mm Länge. Während bei Embryonen von *Torpedo* die Wandungen der Mandibularhöhle in diesen Stadien alle jene Faltungen, Canäle und Halbcanäle aufweisen, welche auf pag. 34 ff. beschrieben und auf Taf. 2 und 4 abgebildet wurden, zeigen die entsprechenden Stadien von *Scyllium canicula* nichts von alle dem, sondern nur eine große Blase, welche dorsal-frontalwärts sich ausbreitet, ventral-caudalwärts aber sich verschmälert und mit den dahinterliegenden Kopfhöhlen zur Bildung des Pericardialsackes eben so zusammenwirkt, wie bei *Torpedo*: das bisher als typisch angesehene und beschriebene Bild der Mandibularhöhle.

Und in der That: typisch mag es auch erscheinen, so lange man nur Squaliden vor sich hat. *Mustelus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Heptanchus*, *Galeus*, *Pristiurus*, *Scymnus* — alle stimmen mehr oder weniger in der Gestaltung der Mandibularhöhle nach diesem Typus überein; nur die beiden *Torpedo* und außer ihnen noch *Raja*, wie wir weiter unten sehen werden, weichen von dieser typischen Gestaltung erheblich ab; und *Raja* wiederum auch von *Torpedo*. So ergiebt sich also ganz von selbst die Frage, ob diese Abweichungen als unwesentliche Varianten aufzufassen seien oder eine tiefere Bedeutung haben und Licht auf ursprünglichere Zustände des Vorderkopfes zu werfen geeignet erscheinen. Es ist desshalb

von Interesse, auch von jeder Art der oben genannten Squaliden eine Anzahl von Embryonen näher anzusehen, um Material zur Entscheidung dieser Frage zu gewinnen.

Bei Embryonen von 2 mm Länge, z. B. XXXVII 562, zeigt sich die ganze Strecke des Mesoderms von den Occipitalsomiten nach vorn ohne irgend welche deutliche Einschnitte, die bestimmten Somiten zugewiesen werden könnten. Ich habe das schon in der 18. Studie pag. 53 ff. hervorgehoben und auf die Unterschiede im Verhalten von *Torpedo* hingewiesen. Nur eine gewisse Unregelmäßigkeit in der Gestaltung der Mesodermlamellen und der Hohlräume zwischen ihnen ließe sich vielleicht noch als letzter Rest einer früheren *Torpedo* ähnlichen Gestaltung des Vorderkopfmesoderms auffassen, insofern letzteres besonders über dem vordersten Ende des Entodermsackes, wo derselbe bereits von dem Mesoderm geschieden ist, gewisse Wölbungen zeigt, die durch ihre Kürze und Aufeinanderfolge an die deutlicheren Abschnitte bei *Torpedo* erinnern, zumal an die vordersten Theile der Mandibularhöhle, bei denen durch die spätere Umgestaltung des Vorderkopfes mittels der Hirn- und Kopfbeuge die Berührung ventraler und dorsaler Theile des Mesoderms durch Ausschaltung der lateralen eine unmittelbare wird. Anfänglich, ehe noch das Medullarrohr geschlossen ist, und auch noch im ersten Beginn der Kopfbeuge liegt die ventrale Lamelle der späteren Mandibularhöhle der noch ungeknickten ventralen Ectodermwandung und zugleich der Längsebene des Körpers parallel, und der Hohlraum zwischen den beiden Mesodermlamellen ist sehr gering, ja an verschiedenen Stellen berühren sie sich noch mit einander. Sobald aber das Medullarrohr sich schließt, der vordere Neuroporus verstreicht und das Vorderhirn sich ventralwärts ausdehnt und umbiegt, vergrößert sich auch der Hohlraum zwischen den Lamellen der Mandibularhöhle, d. h. letztere weichen mehr aus einander. Dies können sie natürlich nur darum thun, weil der Gesammtkörper an Größe und Umfang zunimmt, so dass die durch Hirn- und Kopfbeuge bewirkte Beschränkung des Innenraums am Vorderkopf ausgeglichen wird. Wir sahen dieselben Verhältnisse bereits bei *Torpedo*-Embryonen in Wirksamkeit: dort aber hatten sie zur Folge eine Verschränkung und Zusammenschiebung der inneren Wandungsbestandtheile der Mandibularhöhle, welche zur Bildung so und so vieler Halbcanäle und differenzirter Hohlräume führte, von denen hier bei *Scyllium* keine Spur vorgefunden wird. Die Wandungen der Mandibularhöhle umziehen eine stets wach-

sende, einheitliche Höhle ganz glatt, und nur dorsal- und frontalwärts wuchert die Wandung an ihrer Außenseite und liefert das mesodermale Zellmaterial, aus welchem später Bindegewebsformationen des Vorderkopfes hervorgehen.

Je mehr sich aber die Kopfbeuge geltend macht und die ventrale Ectodermwand des Vorderkopfes erst concav eingebogen, dann aber mit rechtem und schließlich ganz spitzem Winkel eingeklemmt wird, um so mehr richtet sich die Mandibularhöhle auf, so dass durchaus in gleicher Weise, wie bei *Torpedo*, die ursprünglich ventrale Wandung sich frontal stellt und wie ein Stiel oder Handgriff für die darüber befindliche große Blase erscheint. Während man aber bei *Torpedo* diese ganze Formation einem Y vergleichen konnte, dessen hinterer Schenkel sich noch weiter spaltete, ist hier bei *Scyllium* von alledem keine Spur zu sehen — nur eine große Blase sitzt auf dem unteren Stiel, und ihre beiden Wandungen bilden die Materialien, aus welchen in späteren Stadien die verschiedenen Muskeln hervorgehen, die wir schon bei *Torpedo* als Produkte der Mandibularhöhle kennen gelernt haben. Und diese Blase scheint immer noch weiter gedehnt zu werden und mit den Nachbarblasen, d. h. der Prämandibularhöhle und der III. Kopfhöhle der Autoren, aus welcher nach bisheriger Auffassung der Rectus externus gebildet werden sollte, den hauptsächlichen Innenraum des Vorderkopfes einzunehmen — zu welchem Zwecke, oder welcher Function des embryonalen Lebens dienend, bleibe dahingestellt — bis bei Stadien von 10 und mehr Millimeter Länge zunächst der »Stiel«, also derjenige Theil der Mandibularhöhle, aus welchem die Muskelgruppe des Adductor mandibulae hervorgeht, sich abplattet — dabei freilich zugleich auch länger und breiter wird — dann aber auch die große Blase ihre Ballongestalt einbüßt, sich gleichfalls schräg in die Länge streckt, die oberen und äußeren Partien ihrer Wandung als Material des Obliquus superior abgibt und sich mit dem Rest ihrer Wandungen unter anfänglicher Beibehaltung eines schmalen, ovalen Hohlraums zum eigentlichen Körper des Rectus externus gestaltet, der mit seinem hinteren Abschnitt die Materialien der III. Kopfhöhle aufnimmt, während gleichzeitig die Prämandibularhöhle sich zu den übrigen Augenmuskeln differenzirt. Bei Embryonen von 15 mm Länge ist also von der ganzen großen Blase der Mandibularhöhle nur noch die kleine Höhle des Rectus externus erhalten, bei 16—17 mm großen Embryonen verstreicht sogar auch diese — und dann haben wir bei *Scyllium canicula* genau dieselben

Gebilde gewonnen, wie bei *Torpedo*, trotzdem die Entwicklung und Differenzirung der Mandibularhöhle bei beiden Typen der Selachier eine gründlich verschiedene war — ebenso verschieden, wie die Bildung der Occipitalsomite in diesen beiden Gruppen.

In der 21. Studie habe ich auseinander zu setzen gesucht, dass *Torpedo* bei der Bildung der Occipitalsomite ursprüngliche Verhältnisse genauer recapitulirt, als nicht nur *Scyllium*, sondern die sämmtlichen Squaliden, *Heptanchus* eingeschlossen. Die Bildungsweise der Occipitalsomite von *Mustelus*, *Scyllium*, *Pristiurus* ließ sich auf die von *Torpedo* reduciren, nicht umgekehrt: allerhand Varianten der Squaliden-Occipitalentwicklung deuteten auf Vergangenheiten ihrer Somitbildung, welche sich der der Batoiden annäherte und sie voraussetzte, nicht umgekehrt.

Es dürfte nun nicht nur interessant, sondern geboten sein, nachzuforschen, ob ähnliche Beziehungen zwischen der Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Scyllium* und *Torpedo* bestehen, oder ob die Gestaltung der Mandibularhöhle von *Scyllium*, im Gegensatz zu der der Occipitalsomite, etwas Primitiveres bildet, wie sie ja jedenfalls etwas Einfacheres darstellt. Da es sich aber zugleich auch um die Entwicklungsgeschichte des M. rectus externus handelt, dessen Bildung mit der bei *Torpedo* verglichen werden muss, so wird die ganze prootische Mesodermbildung — zunächst freilich mit Ausschluss der Prämandibularhöhle — beider Gruppen mit einander zu vergleichen sein; zu diesem Behufe werde ich mich der numerischen Bezeichnungsweise van Wijhe's bedienen für die zwischen Mandibularhöhle und Occipitalsomiten resp. der Ohrblase gelegenen Abschnitte des Mesoderms.

Bei dem 6 mm langen Embryo XXXV I findet sich die III. Kopfhöhle aus zwei sehr ungleich großen Abschnitten zusammengefügt: der umfangreichere liegt der Mandibularhöhle unmittelbar an und besteht aus einer schräg von innen nach außen gerichteten Blase, an welche sich caudalwärts eine kleinere Blase so ansetzt, dass zwischen beiden Blasen eine Communication stattfindet. Die ventralen Abschnitte der größeren, vorderen Blase gehen in die Zellmassen des unteren Abschnitts der Mandibularhöhle über, während die der kleineren Blase in die Bezirke des Hyoidbogens einmünden. Übrigens ist die vordere, größere Blase nicht ein reiner Ballon, sondern an ihrer hinteren Circumferenz bemerkt man noch eine kleine Ausstülpung, die wie eine Nebenblase der größeren aufsitzt.

An der Mandibularhöhle ist keine Variante zu sehen: die Ballongestalt der oberen Höhle ist durchaus normal.

Eine ähnliche Configuration der III. Kopfhöhle zeigt XXXVII 462, gleichfalls von 6 mm Länge, wo sie ebenso deutlich aus zwei zusammenhängenden, aber in der Größe weniger unterschiedenen Blasen besteht. Caudalwärts fügt sie sich einem weiteren Theil des Mesoderms dicht an, welches aber nicht mehr als Somit, sondern bereits zu »Mesenchym« aufgelöst erscheint. Beide Blasen gehen mit ihren Seitenplattenabschnitten in verschiedene Visceralbögen über, wie bei dem vorigen oder, kürzer gesagt, wie bei allen Selachiern.

Bei älteren Embryonen verschwindet diese Andeutung der Composition der III. Kopfhöhle aus zwei verschieden großen Blasen, und es bleibt nur eine einzige ovale, mitunter fast rechteckige, lang gezogene Blase übrig, wie sie als typisch bisher angesehen und für alle morphologischen Deutungen verwerthet worden ist. Schon bei dem 7 mm messenden Embryo XXXVII 751 ist nur noch auf der einen Seite eine letzte Andeutung der Abgrenzung der hinteren Blase zu erkennen, während die Gesammtformation von III als einheitliche Blase sich auf der anderen Seite bereits voll geltend macht. Und alle nächst größeren Embryonen zeigen diese einheitliche, gestreckte Ballonform ungebrochen; erst bei einer Länge von 11—13 mm fängt die Ballongestalt von III an, sich zu verändern: die Differenzirung der Zellen ihrer Wandung nimmt ihren Anfang. Darüber aber soll erst später, im Zusammenhange mit der definitiven Ausgestaltung der Mandibularhöhle, gehandelt werden. Hier kam es mir nur darauf an, den Zeitpunkt zu bestimmen, von welchem an die III. Kopfhöhle als einheitliche Blase auftritt, als welche sie von der traditionellen Auffassung überhaupt angesehen und als den Rumpf- resp. Occipital-Urwirbeln homologes Gebilde gleich geachtet ward. Dieser Zeitpunkt tritt bei *Scyllium canicula* mit der Gesammtgröße des Embryos von 6—7 mm ein.

Um das Zustandekommen dieser Blasengestalt zu verstehen und zu erfahren, welche ursprünglicheren Verhältnisse ihr zu Grunde liegen, müssen wir uns also an jüngere Stadien halten und von 6 mm langen Embryonen rückwärts gehen. Und in der That finden wir schon bei Embryonen von 5,5 mm wesentlich andere Verhältnisse, die uns vielleicht einige Aufklärungen geben.

Embryo XXXVII 483 zeigt auf Sagittalschnitten das Folgende. Vor der Glossopharyngeuswurzel liegt die ovale Ohrblase mit ihrem

Wulst von Acusticuszellen. Unter diesen beiden Gebilden befindet sich der Hyoidkiemensack, der mit gerader, abgeplatteter dorsaler Wandung eine mesodermale Gewebsmasse ventral begrenzt, welche sich zwischen ihm und der Ohrblase erstreckt und den Zusammenhang der Occipitalsomite mit den Elementen der III. Kopfhöhle herstellt. Ventrale Abschnitte des hinteren Theils dieser Mesodermmasse gehen mit solchen der vordersten Occipitalsomite zusammen in den dritten Visceralbogen, der vom Glossopharyngeus innervirt wird, hinein, während die vorderen Theile solche ventrale Zellmassen in den Hyoidbogen eintreten lassen, wo sie mit ähnlichen Ausläufern des hinteren Theils der III. Kopfhöhle zusammentreffen. Während diese mesodermale Gewebsmasse auf den Stadien, die 6 mm und mehr an Größe haben, immer indifferenter und gestaltungsloser wird und sich zu Mesenchym resp. zu lockerem Bindegewebe auflöst, aus welchem später der Knorpel der oticalen Schädelbezirke hervorgeht, zeigt sie auf Stadien, welche wie XXXVII 480 5 mm, 479 4 mm, 484 3,5 mm und 486 3 mm Länge haben, schrittweise mehr Gestaltung in der Weise des gesammten Kopfmesoderms, wie es auch bei den Occipitalsomiten sich anfänglich darstellt; und man kann ohne Zwang in dieser Gewebsmasse die, freilich undeutlichen, Anzeichen einer ursprünglich klarer geformten Anlage wenigstens dreier Urwirbel erkennen, welche sich den ebenfalls bereits undeutlich gewordenen vordersten Occipitalurwirbeln anschließen. Erinnern wir uns der Darstellungen des Vorderkopfmesoderms bei *Torpedo*, welche ich in der 15. Studie und auf den Abbildungen der 18. gegeben habe (Taf. 6 Fig. 1—4), ebenso wie Killian und Severtzow dieselbe theils beschrieben, theils abgebildet haben, so werden wir nicht zweifeln können, dass die hier von *Scyllium canicula* beschriebene Partie des Vorderkopfmesoderms mit der aus sehr viel deutlichern Urwirbeln bestehenden bei *Torpedo* identisch sei; auch bei *Torpedo* geht aus diesen Urwirbeln keinerlei dauernde Muskulatur, sondern ebenfalls nur Bindegewebe und Knorpel hervor. Die herkömmliche Bezeichnung dieser Mesodermpartie geschah nach van Wijhe'schem Vorgange durch die römischen Nummern IV und V, wobei aber V bereits mit dem vordersten Theile der Occipitalsomite verbunden erschien. Die Grenzen, welche für IV und V angenommen wurden, waren ziemlich willkürlich bestimmt — fehlte es doch durchaus an einem soliden Criterium, das außer der Branchiomerie hinreichend stabil gewesen wäre.

Ebenso aber, wie bisher für IV und V keine sichere Begrenzung

und keine sichere Reduction auf primitivere, also wirkliche Urwirbelbildungen gefunden ward, blieb es auch bei der Begrenzung der III. Kopfhöhle bei ziemlich unsicheren Bestimmungen sowohl ihres Ursprunges und ihrer Zusammenhänge als auch ihrer definitiven Structur und functionellen Bedeutung. Denn, wie wir schon mehrfach ausgesprochen haben: die traditionelle Auffassung, dass aus der III. Kopfhöhle der eigentliche M. rectus externus hervorgehe, ist irrig, der hauptsächlich functionirende Rectus externus ist zu einem beträchtlichen Theile ein Product der Mandibularhöhle, nur sein basaler, dem Schädel sich inserirender Abschnitt enthält Zellderivate der III. Kopfhöhle, deren hintere Bestandtheile indess, wie die sog. Kopfhöhlen IV und V sich auflösen und zu bindegewebigen Bildungen werden — was ja auch bei *Torpedo* stattfindet.

Worin sich aber die III. Kopfhöhle bei *Torpedo* von der bei *Scyllium* wesentlich unterscheidet, das ist die Beibehaltung deutlich geschiedener Urwirbelbildungen in Stadien, welche der eigentlichen Muskelfaserbildung des Rectus externus vorausgehen. Auf pag. 42 ff. habe ich beschrieben, dass bei *Torpedo*-Embryonen von 10 mm Länge die Urwirbel, welche der III. Kopfhöhle entsprechen, nicht nur nicht, wie bei den Squaliden, zu einer ballonartigen Blase verschmelzen, vielmehr alse ine Anzahl getrennter Bestandtheile sich der Reihe nach neben resp. vor einander hinstellen, und dass der vorderste dieser Bestandtheile den directen Zusammenhang mit dem hintersten Urwirbel der Mandibularhöhle behält und von dem Stamm des G. Gasseri außen gekreuzt wird. Diese bei *Torpedo* durch eine Anzahl deutlich getrennter Urwirbel repräsentirte III. Kopfhöhle lässt am besten erkennen, welche Bildungen als Grundlage der bei Squaliden bestehenden ballonförmigen III. Kopfhöhle vorausgesetzt werden müssen, und lässt die Bedeutung der Formationen erkennen, welche bei Embryonen von 2—6 mm Länge als Vorstadien jener ovalen Blase auftreten. Ähnlich wie die auf der vorigen Seite beschriebene Mesodermpartie zwischen Ohrblase und dorsaler Begrenzung des Hyoidkiemensackes ist auch anfänglich die der III. Kopfhöhle zu Grunde liegende Mesodermpartie gestaltet; statt aber sich dann wie jene einfach aufzulösen und zu bindegewebigem Mesenchym zu werden, weichen die einzelnen Zellgebiete in unregelmäßiger Weise aus einander: es entstehen kleinere Hohlräume, welche unter einander und mit den Lumina der in die Visceralbogen hinabreichenden Seitenplatten in Zusammenhang stehen, die kleineren Hohlräume verschmelzen zu größeren, und schließlich bilden sich

die beiden Blasen aus, welche wir oben von den 6 mm langen Embryonen beschrieben haben, die auch ihrerseits mit einander communicirten, bei weiterem Wachsthum völlig mit einander verschmelzen und die Gesammthöhle bilden, aus welcher nach der bisherigen Anschauung der M. rectus externus ausschließlich hervorgehen sollte.

Nur die dorsale Wandung dieser Blase geht indess die muskelfaser-bildenden Processe ein, während die seitlichen und ventralen Abschnitte sich auflösen. Aber auch von den dorsalen Abschnitten nehmen thatsächlich nur die vorderen Abschnitte an der Bildung dauernder Muskelfasern des Rectus externus definitiven Theil — die hinteren werden zu Sehnen und Fascien, neben welchen der N. abducens, der zwar zwischen Glossopharyngeus und Facialis seine Ursprungskerne besitzt, aber doch auch Muskelfasern der Mandibularhöhlenwandung innervirt, einherläuft.

Wenn wir also hiernach die begründete Vermuthung hegen dürfen, dass der Blase, die bei Squaliden die III. Kopfhöhle darstellt, einstmals, in ähnlicher Weise wie bei *Torpedo*, getrennte Urwirbel vorausgingen, deren Spuren eben noch in unregelmäßigen kleineren Hohlräumen und cellulären Querbrücken erblickt werden dürfen, die bei Embryonen von 2—6 mm Länge der reinen Blasengestalt vorausgehen, so ergiebt sich, dass auch in der Gestaltung der prootischen Mesodermpartien *Torpedo* ursprünglichere Verhältnisse recapitulirt, wie wir das schon für die Occipitalsomite in der 21. Studie annehmen konnten, und wir gewinnen Anhaltspunkte, dass auch bei den Squaliden eine beträchtliche Anzahl von primitiven Urwirbeln im Vorderkopf vorausgesetzt werden müssen.

Dann aber wird uns die bei Embryonen von 6 und mehr Millimeter Länge als einfache Blase bestehende, aber aus complicirteren Anfängen hervorgegangene III. Kopfhöhle sogar ein Paradigma gewähren für die Vermuthung, dass auch der sehr viel größeren Blase der Mandibularhöhle einstmals complicirtere Zustände vorausgegangen wären — Zustände, wie wir sie heute noch bei den Embryonen von *Torpedo* vorfinden, auf pag. 17 ff. u. 33 ff. beschrieben und auf Taf. 2—5 abgebildet haben. Wie ich schon oben bemerkte, ist die Bildung der Mandibularhöhle bei Squaliden, zunächst aber bei *Scyllium canicula*, zwar bedeutend »einfacher«, als bei beiden Arten der Gattung *Torpedo*; aber wie wir es schon bei der Formation der III. Kopfhöhle thaten, so müssen wir auch bei der Mandibularhöhle untersuchen, ob diese größere Einfachheit nothwendiger Weise auch

größere Ursprünglichkeit bedeute, oder ob sich noch Andeutungen bei *Scyllium*-Embryonen finden, welche auch hier auf Vorstadien schließen lassen, die den complicirteren Bildungsverhältnissen von *Torpedo* sich annähern.

In der That stellen sich auch einige Varianten ein, welche wohl auf derlei einstmals vorhanden gewesene Zustände schließen lassen könnten. So ist vor allen Dingen derjenige Theil der Mandibularhöhle, welcher an die III. Kopfhöhle angrenzt, manchmal zu einer kleineren Abtheilung der Gesammtblase abgegliedert, deutet also damit den Theil der *Torpedo*-Mandibularhöhle an, welcher als äußerstes Ende des oberen Y-Schenkels die Verbindung mit dem vordersten Urwirbel der die III. Kopfhöhle dort repräsentirenden Bildung bewirkte. An dieser Stelle finden sich vielfache Ungleichheiten, nicht nur bei den verschiedenen Embryonen, sondern auch auf den beiden Seiten desselben Embryos; und mitunter erscheint es, als ob die äußerste Partie der Mandibularhöhle nicht nur als ein selbständiger Theil derselben angeheftet sei, sondern als ob sie der III. Kopfhöhle ebenso gut zugerechnet werden könnte, als der Mandibularhöhle, so z. B. bei Embryo XXXVII 484. Wir werden später Gelegenheit haben, zu sehen, dass in der That bei manchen Squaliden Mandibularhöhlen sich finden, die dieses Abschnittes entbehren oder ihn der III. Kopfhöhle abgetreten haben — Beweis genug, dass die Homologisirung der VAN WIJHE'schen Mandibular- und der III. Kopfhöhle mit je einem constituirenden Somit nicht richtig sein konnte.

Eine der auffallendsten Varianten zeigt der 3,5 mm lange Embryo XXXVII 565. Die obere Partie der Mandibularhöhle zeigt auf beiden Antimeren eine beträchtliche Verdickung der Wandung und eine Einstülpung derselben auf dem oberen und äußeren Theil, welche an *Torpedo*-artige Zustände erinnert, freilich ohne zur Bildung von Halbcanälen zu führen, wie wir sie dort kennen lernten. Jedenfalls aber beweist die vorliegende Variante, dass auch bei *Scyllium canicula* Abtheilungen innerhalb der Blase der Mandibularhöhle auftreten, welche sehr wohl als letzte Reste einer früheren Gliederung gedeutet werden könnten.

Immerhin sind die Varianten wenig zahlreich, und im Ganzen muss man zugeben, dass die Bildungsgeschichte der Mandibularhöhle bei *Scyllium canicula* von vorn herein wenig Anhaltspunkte bietet, um aus ihr eine Vergangenheit zu erschließen, wie sie sich aus derjenigen der beiden *Torpedo*-Arten entnehmen lässt, zumal wenn man

dabei noch die auffallenden Complicationen der Trigeminusplatte, die Gefäßentwicklung und andere später darzustellende merkwürdige Verhältnisse in der ectodermalen Entwicklung der Hypophysengegend in Betracht zieht.

Auch mit Bezug auf die Entwicklung des M. obliquus superior ist es nicht leicht, den Nachweis zu führen, dass er bei *Scyll. canicula* zweien vordersten Abschnitten der Mandibularhöhle seinen Ursprung verdanke; so reich auch die an anderem Ort darzustellenden Ergebnisse sind, welche für die Erkenntnis der Trochlearisentwicklung gerade aus der Ontogenese von *Scyllium canicula* zu gewinnen sind, so einfach liegt die Entwicklungsgeschichte des M. obliquus superior aus der äußeren und oberen Partie der Wandung der großen Blase, welche die Mandibularhöhle bildet.

Mit der größten Sicherheit lässt sich aber gerade bei *Scyll. canicula* die Beobachtung wiederholen, dass die mittlere Partie der Mandibularhöhle, während ihre dorsale Verlängerung den Obliquus superior liefert, selber einen wesentlichen Theil des Rectus externus bildet. Hat man erst einmal diese Erkenntnis gewonnen, so kann man sich kaum mehr vorstellen, wie man zu der allerseits geläufigen Behauptung gelangen konnte, dass dieser Muskel ausschließlich aus den Wänden der III. Kopfhöhle hervorginge. Sein voluminösester Abschnitt wird aus denjenigen Theilen des Mesoderms gebildet, welche frontalwärts vom G. Gasseri liegen — und doch kreuzt dieses Ganglion bei jüngeren Embryonen das Vorderkopfmesoderm gerade an der Grenze zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle, also in derjenigen Gegend, welche dem oberen Y-Schenkel bei *Torpedo* entspricht. Untersucht man mit diesem topographischen Bilde vor Augen die Verhältnisse der Rectus externus-Entwicklung bei Embryonen von 12 bis 16 mm Länge, so wird es kaum möglich sein, die richtige Auffassung zu verfehlen. Man kann auch constatiren, dass es hauptsächlich die innere, also mediale Wandung der Mandibularhöhle ist, deren Verdickung der M. rectus externus in seiner vordersten Partie seine Existenz dankt, und dass diese Partie der immer größer werdenden, durch die Kopfbeuge rückwärts gedrängten Augenblase dicht anliegt und von ihr nach außen geschoben wird, so dass ihre weitere Größenentwicklung nicht, wie man glauben sollte, frontalwärts, sondern nach außen, auf die Längsebene des Körpers quer gerichtet ist — wodurch allein verständlich wird, wie der M. rectus externus die von ihm definitiv eingenommene Lage erreichen konnte. Ob die äußere, d. h. laterale

Wandung der Mandibularhöhle sich an der Bildung der Muskelfasern des Rectus externus gar nicht betheiligt, ist eine nicht leicht zu beantwortende Frage. Ich habe sehr viel Zeit darauf verwendet, darüber Gewissheit zu erlangen, muss aber gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, ein Ja! oder Nein! mit Bestimmtheit äußern zu können. Man erkennt zwar, wie oben gesagt, mit Leichtigkeit die specifische Verdickung der medialen Lamelle zur Bildung vermehrter Muskelfasern und kann dieser Verdickung auf den weiteren Entwicklungsstufen folgen, bis sie zu einer Art Muskelbauch anschwillt, und bis zu gleicher Zeit die laterale Wandung der Mandibularhöhle der medialen so nahe aufliegt, dass die eigentliche Höhle fast völlig zu verstreichen scheint. In der That verstreicht sie auch gänzlich, aber ob dabei die laterale Wandung sich allmählich auflöst, oder aber ihre Zellen auch zu Muskelfasern werden, ist um so schwerer festzustellen, als gleichzeitig die obere Partie zur Bildung des Obliquus superior und die ganze untere zur Bildung des Adductor sich von der mittleren Partie ablösen, wobei es natürlich auf beiden Seiten zur Auflösung der die bisherige Verbindung bildenden Zellmassen kommt. Dass es fernerhin auch zur Verschmelzung der III. Kopfhöhle mit dem Muskelbauch der medialen Lamelle der Mandibularhöhle kommt, und dass diese Verschmelzung sich in der Art vollzieht, dass das Lumen der III. Kopfhöhle noch eine Zeitlang fortbesteht, wenn auch die Wandung derselben bereits mit den muskelbildenden Zellen der Mandibularhöhle verschmolzen ist, lässt sich leicht beobachten, dabei aber auch feststellen, dass dies Lumen nicht mit dem ursprünglich vorhandenen Lumen zwischen medialer und lateraler Wandung des Rectus externus-Abschnittes der Mandibularhöhle zusammenfließt. Bei einem Embryo von 16 mm Länge, der in Querschnitte zerlegt ist, kann man auf das deutlichste zwei Abschnitte des Rectus externus unterscheiden: einen vorderen, der nach außen gerichtet ist, und einen hinteren, der von hinten nach vorn verläuft; der letztere erstreckt sich durch 16 Schnitte, der erstere durch 11, wobei aber 5 Schnitte beiden gemeinsam sind, d. h. die Partie der Umbiegung der Fasern nach außen getroffen haben. Auch in der äußeren Erscheinung sind beide Abschnitte sofort von einander zu trennen. Auch ist es nicht schwer, den von hinten nach vorn vordringenden theilweisen Auflösungsprocess eben der III. Kopfhöhle festzustellen, aber um alle Einzelheiten dieser gesammten, nach vielen Richtungen interessanten Processe in ihrem Zusammenhange und zugleich in ihrer histo- und morphogenetischen

Natur erschöpfend darzustellen, bedürfte es einer monographischen Bearbeitung der Entwicklung der Augenmuskulatur, die, so interessant sie auch wäre, doch hinter anderen, tiefer greifenden morphologischen Problemen zunächst zurückstehen muss.

Es bleibt noch übrig, von der Gestalt und den Beziehungen desjenigen Theils der Mandibularhöhle zu sprechen, welcher die Adductormuskulatur aus sich hervorgehen lässt, und zu fragen, ob er Spuren jener Complicationen aufweist, welche wir bei den beiden *Torpedo*-Arten vorfanden. Aber so viel Embryonen von *Scyll. canicula* auch von mir untersucht wurden, nirgends habe ich eine Andeutung einer Spaltung desselben gefunden, sondern nur eine breite, auf dem Querschnitte bisquitförmige Höhle, die sich nach Verstreichung des Lumens in eine Platte verwandelt. Dieser Theil der Mandibularhöhle ist also gleichfalls »einfacher« bei *Scyllium* als bei *Torpedo*; ob er desshalb »ursprünglicher« genannt werden kann, bezweifle ich.

d. *Scyllium catulus*.

Schon in der 18. Studie pag. 61, 65 und 68 habe ich ausgesprochen, dass die Gliederungsverhältnisse des Mesoderms von *Scyllium catulus* unter allen mir bekannt gewordenen Squalidenembryonen am meisten mit denen der *Torpedines* übereinkommen, ebenso für die Occipital- wie für die prootischen Partien. Um diesen Satz zu erhärten, will ich die Entwicklung des Vorderkopfmesoderms etwas ausführlicher schildern und beginne mit Sagittalschnitten eines Embryos von 1,8 mm Länge, XXXVI 75. Bei diesem Embryo ist das Medullarrohr noch völlig offen und liegt am Kopf als breite Platte da, unter welcher in der Mittellinie der geschlossene Entodermsack sich findet mit der vorn in ihn einlaufenden, hinten aber schon freien Chorda und den beiden seitlichen Mesodermmassen, welche von den Occipitalurwirbeln sich als zusammenhängende Platte bis an das Vorderende des Entoderms erstrecken und seitlich weit bis an die Kopflappen hineinragen. An der seitlichen Ausbreitung des Kopfmesoderms sieht man schon in diesem frühen Stadium die ersten Spuren einer Höhlung, eines Cöloms, und kann durch Vergleichung mit etwas weiter entwickelten Stadien feststellen, dass dieser Hohlraum die ersten Spuren der späteren Mandibularhöhle, seine Wandungen aber die Elemente bilden, aus denen später der M. obliquus superior hervorgeht, da sich diese seitlichst

gelegenen Theile des Mesoderms, sobald die Kopflappen sich aufwärts richten, um sich zum Gehirnrohr zusammenzuschließen, mit ihnen aufrichten und somit die dorsalsten Theile der Mandibularhöhle bilden. Eine Gliederung der ganzen vorderen Platte, welche in diesem Stadium wohl ebenso lang ist, wie die auf sie folgenden fünf, durch Intervalle von einander getrennten Occipitalurwirbel, ist nicht zu bemerken, sie läuft median als dünne Platte in die Rückenwand des Entoderms aus, und erst hinter der vorderen Platte ist das Mesoderm in ungleiche Abschnitte resp. Somite getheilt, worüber die Darstellung in der 18. Studie pag. 61 nachzulesen ist.

Auf einem horizontal geschnittenen Embryo von 1,9 mm Länge XXXVI 72 sieht man die Medullarwülste am hinteren Körperende bereits zum Rohre geschlossen, am vorderen stark aufgerichtet, aber im Begriff, sich auch zu schließen. Dennoch ist an den Mesodermpartien des Vorderkopfes noch kein Fortschritt in der Bildung einer eigentlichen Mandibularhöhle erkennbar: eine Höhlung der betreffenden Mesodermpartien ist nur hier und da zu beobachten. Das anfänglich seitlich liegende Zellmaterial ist jetzt mit den Kopflappen nach oben und vorn gerichtet; die Medullarplatten sind vorn nach den Seiten zu stark ausgebuchtet, zur Bildung der späteren Vorderhirnabschnitte und des Auges; die Mesodermpartie liegt dahinter und darunter und wird auf Horizontalschnitten um so schräger getroffen, je weiter bereits die Hirnbeuge gediehen ist, und die darunter liegenden Mesodermpartien in der früher beschriebenen Weise aus ihrer anfänglichen Lage verdrängt werden.

Bei einem dritten, nur um geringes älteren Embryo von 2 mm Länge lässt sich nun schon die erste Andeutung der späteren Mandibularhöhle auffinden und ergiebt sich als ein Zusammenfließen der von Anfang an vorhandenen kleinen Lumina zwischen den vordersten Elementen der Mesodermpartien. Leider ist der Embryo XXXVI 33, von dem diese Angabe hergenommen ist, so schräg gelagert und hat noch dazu das Vorderende gedreht, dass die Schnitte keine genaue Verfolgung der übrigen Mesodermpartien erlauben. Ich muss desshalb von dem bereits 3 mm Länge habenden Embryo XXXVI 32 Weiteres über die Veränderungen berichten, die sich nun einstellen, wobei allerdings zu bedauern bleibt, dass vermittelnde Zwischenstadien nicht vorliegen. An diesem sagittal geschnittenen Embryo erkennt man die äußersten seitlichen Theile der Mandibularhöhle als drei auf einander folgende, von besonderen

Wandungen umgebene Höhlungen, welche auch noch auf dem nächsten Schnitte von einander durch zellige Wände geschieden sind, dann aber auf dem folgenden Schnitte zusammenfließen; die zellige Wandung des nun zusammengeflossenen Hohlraums der Mandibularhöhle setzt sich caudalwärts in die Mesodermelemente der III. Kopfhöhle fort, welche aber zunächst noch nicht als eine einheitliche Bildung zu erkennen ist, vielmehr ähnlich, wie die seitlichen Theile der Mandibularhöhle, aus mehreren, ziemlich gleich großen, je ein ovales Lumen umschließenden Abschnitten besteht, die erst weiter nach der Mittelebene hin zusammenzufließen beginnen und in späteren Stadien als eine größere Höhlung sich darstellen: eben die von den Autoren beschriebene III. Kopfhöhle. Bemerkenswerth bei der Gestaltung dieser Entwicklungszustände ist, dass der hinterste Theil der Mandibularhöhle anfänglich eine fast völlig abgetrennte, näher mit den Elementen der späteren III. Kopfhöhle in Verbindung stehende Position einnimmt; je stärker aber nun die Vorwölbung des Spritzlochkiemensackes sich geltend macht, um so mehr geräth dieser caudalste Theil der Mandibularhöhle in Abhängigkeit von den vor ihm liegenden Theilen und bleibt auch, was sehr wesentlich ist, in Zusammenhang mit den lateral-ventralen Abschnitten, den Seitenplatten der Mandibularhöhle. Vergleicht man diese Gestaltung mit der bei *Torpedo* beschriebenen, so gewahrt man unschwer, dass diese eben beschriebene caudale Abtheilung der Mandibularhöhle mit dem hinteren Schenkel des Y übereinkommt, der auf pag. 34 beschrieben ward. Wir werden gleich bei einem Embryo von 4 mm Länge erkennen, wie variabel auch diese Verhältnisse sind.

Dieser Embryo XXXVI 73 zeigt die Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms im Anschluss an die Occipitalurwirbelbildung folgendermaßen. Vor dem vom Glossopharyngeus gekreuzten kleinen Urwirbel, dessen Seitenplattenabschnitte noch in den Hyoidbogen eingehen, befinden sich drei kleine, urwirbelartige Abschnitte des Mesoderms, welche so an einander geschlossen sind, dass es schwer ist, sie getrennt zu denken: ihre ventralen Abschnitte gehören alle zum Hyoidbogen. Über und z. Th. vor ihnen liegt der Facialis, mit dem vordersten dieser drei Abschnitte aber steht der hinterste Theil von drei oder vier ähnlichen Abschnitten in innigster Verbindung, die über dem Spritzlochsack liegen und die Componenten der III. Kopfhöhle bilden, welche noch nicht als eigene einheitliche Höhle erscheint. Ihr caudaler Theil sendet seinen ventralen Abschnitt in den Hyoidbogen, während der frontale vielmehr zum Mandibular-

bogen strebt. Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass die bereits beträchtlich große Mandibularhöhle nicht nur den bei Embryo 33 noch deutlich gesonderten hinteren Abschnitt völlig in sich aufgenommen und sein Lumen in ihr Gesammtlumen hineingezogen, sondern auch durch Verschmelzung mit den Elementen der III. Kopfhöhle ein Gesammtlumen zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle hergestellt hat, wodurch bestätigt wird, dass die Trennung zwischen beiden größeren Kopfhöhlen auch keine absolute und auf tiefere morphologische Verschiedenheiten zurückzubeziehende sei. Und wie eine verwischte Gliederung bei den hinteren Abschnitten des Vorderkopfmesoderms nicht geleugnet werden kann, welcher die anfängliche Gliederung der III. Kopfhöhle gleicht, so darf auch in der noch größeren Mandibularhöhle die Vereinigung einer entsprechenden Zahl von kleineren, urwirbelartigen Abschnitten angenommen werden, deren am längsten selbständig bleibender Repräsentant eben der noch bei dem vorigen Embryo durch Querwände fast ganz abgegliederte, caudale Abschnitt ist.

Diese verwischte Gliederung des gesammten Vorderkopfmesoderms bei den Embryonen von *Scyllium catulus* lässt sich nun mit der viel deutlicheren Gliederung derselben Districte bei den *Torpedo*-Embryonen vergleichen und liefert Anhaltspunkte für die Wahrscheinlichkeit, dass die ausführlichere Gliederung bei *Torpedo* die ursprünglichere, die verwischte bei *Scyllium* die abgeleitetere Erscheinung sei, dass somit auch für den Vorderkopf, wie für den Hinterkopf *Torpedo* die phylogenetisch werthvolleren Documente biete.

Die Gestaltung der Seitenplattenabschnitte der Mandibularhöhle bei *Scyllium catulus* dagegen weicht von derjenigen, die sich bei *Sc. canicula* findet, nicht ab, und ist den viel complicirteren Vorgängen und Gestaltungen bei *Torpedo* gegenüber eben so reducirt, wie diese. Trotzdem werden genau dieselben Producte aus beiderlei Gebilden, woraus man schließen darf, dass die Verschiedenheiten nicht auf prospective, vielmehr auf retrospective Potenz zu beziehen sind, die in verschiedenartiger Deutlichkeit erhalten geblieben ist und ungleich recapitulirt wird.

Es bleibt mir nun noch übrig, auch für *Scyllium catulus* festzustellen, dass der M. rectus externus, wie bei den *Torpedines* und bei *Scyllium canicula*, zum wesentlichsten Theil aus Elementen der Mandibularhöhle aufgebaut werde. Ich will, zum Unterschied der Darstellung, die ich bei *Torpedo* und *Scyllium canicula* vom Sagittalschnitte ablas, bei *Scyllium catulus* mich auf Horizontalschnitte beziehen, um

zugleich einem möglichen Einwurf zu begegnen, als beruhe die Betheiligung der Mandibularhöhle an der Muskelfaserbildung des Rectus externus etwa auf bloßem Schein, den das Auswachsen der Muskelfasern der III. Kopfhöhle nach vorn, an der medialen Wand der Mandibularhöhle entlang hervorbringe.

Prüft man den Thatbestand an Embryonen von 13—14 mm Länge, so erhält man folgende Resultate. Bei gut horizontal geführten Schnitten erscheint zunächst, wenn man vom Rücken zum Bauch fortschreitet, auf einem Schnitt, der durch die mittleren Theile der Ganglien des Facialiscomplexes und des G. Gasseri geht, beiderseits neben der Chorda der hinterste Theil der III. Kopfhöhle, deren dorsale und seitliche membranartige Wandungen auf dem Schnitte sich als einfache, unregelmäßig neben einander liegende, epithelartige Zellen darstellen. Auf dem nächsten Schnitt fehlt die dorsale, zusammenhängende Wandung, nur die seitlichen und die sie verbindende, jetzt frontalwärts gerichtete, dorsale Zellschicht ist zu erkennen; man gewinnt den Eindruck, als wollten die Zellen der verbindenden dorsalen und die der inneren, medialen Lamelle oder Membran sich in die Länge strecken bei gleichzeitiger Vermehrung der Zellkerne, was den Beginn der Faserbildung bedeuten könnte. Auf weiteren Schnitten nimmt aber auch der dorsale Theil der lateralen Lamelle an diesem Process Theil, während die ventrale Partie der gesammten Blase der III. Kopfhöhle sich nicht daran betheiligt, vielmehr einem allmählichen Auflösungsprocess anheimfällt. Bei den weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten verbreitert sich die mediale Lamelle auf zwei bis drei Schnitte, was den Eindruck einer Verdickung der III. Kopfhöhle an dieser Stelle hervorruft; nachher aber gewinnt das Schnittbild wieder denselben Charakter, den es anfänglich hatte. Fragt man, worauf jene scheinbare Verdickung beruhe, so ergiebt sich als Wahrscheinlichkeit, dass es sich um die Einbeziehung jener oben beschriebenen Einschnürung der III. Kopfhöhle handle, welche bei Horizontalschnitten schräg getroffen wird und desshalb eine Verbreiterung der Wandungslamelle darstellt. Auf den wenig später folgenden Schnitten tritt nun der hinterste Theil der Mandibularhöhle auf, zwischen den Wandungszellen der III. Kopfhöhle und dem durchschnittenen G. Gasseri. Zunächst erscheint auch die dorsale Kuppe dieses Abschnittes der Mandibularhöhle, dann die querdurchschnittenen Wandungen derselben, welche um so mehr an Ausdehnung zunehmen, je größer der von ihnen umschlossene Hohlraum wird, welcher an der Rückwand des G. Gasseri

und vorn in den Haupttheil der Mandibularhöhle übergeht. Der vorderste Theil der Mandibularhöhle ist länglich zugespitzt und erstreckt sich nach außen von dem nun auftretenden und quergeschnittenen G. ciliare, welches wenige Schnitte dorsalwärts mit dem G. Gasseri in Zellenzusammenhang betroffen ward. Es ist wichtig diese topographischen Bestimmungen festzuhalten; wir werden gleich sehen, dass jetzt, an der medialen Wandung der Mandibularhöhle, caudalwärts und dicht hinter dem durchschnittenen G. ciliare, die ersten Spuren einer localen Verdickung auftreten, welche den Anfang des späteren Muskelbauches des vordersten Theils des M. rectus externus bilden. Derselbe entsteht somit ganz autochthon in der medialen Wandung der Mandibularhöhle und wird und kann um so weniger durch Auswachsen der Zellen der III. Kopfhöhle zu Muskelfasern und ihr Vorrücken in den Bereich der Mandibularhöhle gebildet werden, als in diesem Stadium die gesammten Zellen der III. Kopfhöhle, noch in situ befindlich, keinerlei Bewegung über ihre ursprüngliche Localität hinaus begonnen haben; davon kann man sich sehr leicht überzeugen, da in diesem Stadium die ganze III. Kopfhöhle als geschlossene Blase mit ihrer vorderen Wandung der geschlossenen Blase der Mandibularhöhle anliegt, welche nur an ihrer ventralen Partie Einbuße von Zellmaterial zu erleiden beginnt. Die beginnende Verdickung des mittleren Abschnittes der medialen Lamelle der Mandibularhöhle erfolgt also durchaus selbständig und hat nichts mit dem Auswachsen der Zellen der III. Kopfhöhle zu thun. Diese Verdickung geht gleichzeitig in der ganzen Länge der Mandibularhöhle vor sich, von dem frontalen bis zum caudalen Ende derselben, berührt sich in Folge dessen mit dem caudalen Ende der Prämandibularhöhle ebenso nahe wie mit den basalen Zellen des Obliquus superior, so dass die Augenmuskulatur an dieser Stelle von Anfang an einen topographischen Centralpunkt aufweist. Es bedarf mithin gar keiner Vermuthung vom Vorwärtswandern der III. Kopfhöhle, um den Contact mit der bindegewebigen Umhüllung der Augenblase bewirkt zu sehen: dieser besteht vom Anfang der vollendeten Kopfbeuge an durch Zellen der Mandibularhöhle, an welche sich in späteren Stadien die zu Fasern umgewandelten Zellen der III. Kopfhöhle anschließen, ohne aber dabei dieselbe Bedeutung für die Gestaltung des eigentlichen Muskelbauches des Rectus externus zu gewinnen, wie die zu Fasern sich umwandelnden Zellen der Mandibularhöhle; vielmehr macht sich an den aus der III. Kopfhöhle stammenden Ele-

menten des Rectus externus vielfach Histolyse geltend und der Antheil, den die sog. III. Kopfhöhle auf die Dauer an der Composition des Rectus externus nimmt, schwankt sehr wesentlich — ein weiterer Beweis gegen die von mir bekämpfte Doctrin, dass das Zugrundegehen von Myotomen »am Anfang der Reihe«, aber nicht »mitten in der Reihe« vor sich gehe[1]. Es geht eben da vor sich, wo durch andere Einflüsse und Umgestaltungen Muskelcontractionen überflüssig werden — ob das am Anfang, am Ende oder in der Mitte homodynamer Bildungen stattfindet, ist völlig gleichgültig und hat keinerlei mysteriösen Zusammenhang mit diesen Regionen. Bei der späteren Erörterung der phylogenetischen Geschichte des Abducens werden wir auf diese Frage zurückzukommen haben.

Über die Theile der Mandibularhöhle, aus welcher die Adductorcomponenten hervorgehen, kann ich dasselbe sagen, was bereits pag. 59 über *Scyllium canicula* gesagt ward; die näheren Schicksale des Obliquus superior aber werden am besten im Zusammenhang mit dem Trochlearis besprochen, was in einer anderen Studie geschehen soll.

c. *Pristiurus melanostomus.*

Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Scyllien und *Pristiurus* finden in der Bildung des Vorderkopfmesoderms nicht statt; das Zustandekommen der Mandibularhöhle geschieht bei allen drei Species auf gleiche Weise. Man braucht nur den allmählich vor sich gehenden Process der Hirnbeuge in seiner umgestaltenden Wirkung auf das Vorderkopfmesoderm und die vermuthete excretorische Function des Cöloms in richtige Berechnung zu ziehen, um das Zustandekommen des großen Hohlraums der Mandibularhöhle begreiflich zu finden: die allmählich geschehende Beugung der ursprünglich horizontal gerichteten dorsalen Begrenzung des Vorderkopfmesoderms, die Aufrichtung seiner seitlichen Ausbreitung durch die Rohrbildung der Medullar- resp. Kopfplatten und das durch sein natürliches Wachsthum, sowie durch die Umbiegung des Hirnrohrs dreieckig sich gestaltende Lumen der Mandibularhöhle sind in beiden Gruppen durchaus ähnlich; auch die weiterhin vor sich gehende Einbuchtung der ventralen Wandung des Vorderkopfes, also die auf die

[1] Vgl. Severtzow, Entw. d. Occipitalregion d. nied. Vertebraten. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 9 1895 pag. 275, u. 21. Studie zur Urgeschichte pag. 209.

vorgängige Hirnbeuge folgende eigentliche Kopfbeuge ist bei *Pristiurus* von denselben Folgen für die Topographie des Kopfmesoderms begleitet, wie bei den Scyllien und bei *Torpedo*: die Aufrichtung der ursprünglich horizontal gerichteten ventralen Wandung der Mandibularhöhle zu anfänglich schräger, allmählich fast vertikaler Lagerung und die Bildung eines Scheitelpunktes der Kopfbeuge — späteren Hypophysengegend — geschehen durchaus in ähnlicher Weise, wie sie oben bei *Torpedo marmorata* pag. 10 ff. geschildert ward. Der wesentliche Unterschied zwischen *Pristiurus* und *Torpedo* ist derselbe wie zwischen *Scyllium* und *Torpedo*: die Wandungen der Mandibularhöhle sind in jeder Beziehung einfacher gestaltet, als bei *Torpedo*; von einer Bildung von Halbcanälen, überhaupt in das Innere vorspringenden Wandungsfortsätzen ist kaum die Rede, ausgenommen hier und da an der oberen und hinteren Wandung, wo die Mandibularhöhle an die III. Kopfhöhle grenzt, und ebenso ist keine Spur einer Spaltung des Gesammtlumens der Mandibularhöhle nach Art derjenigen Y-förmigen zu sehen, die ich von *T. ocellata* beschrieb; die einzige Andeutung der Umgestaltung, welche durch die Kopfbeuge in den ursprünglichen Zuständen des Kopfmesoderms hervorgebracht worden, bleibt die bei den jüngeren Stadien bestehende große Breite des gesammten Lumens der Mandibularhöhle bis hinein in die ventralen Theile, welche seitlich neben der Schilddrüse sich mit den ventralen Theilen der übrigen Visceralhöhlen verbinden. Diese größere Breite und Geräumigkeit der Mandibularhöhle auch bei den Scyllien, Pristiuren und, wie wir sehen werden, allen übrigen Squaliden ist die letzte Andeutung davon, dass die Mandibularhöhle ein Gebilde sui generis ist und nicht ohne Weiteres als homodynames Gebilde mit den hinteren Visceralbogenhöhlen homologisirt werden darf.

Von einem gewissen Interesse ist es aber, hervorzuheben, dass die Gliederung des Vorderkopfmesoderms bei *Pristiurus* durchaus nicht constant in der Weise erfolgt, wie es in der Litteratur meist dargestellt worden ist. Kann man auch bereitwillig zugeben, dass im Großen und Ganzen die drei Blasen, welche als Somit I, II und III, resp. als Prämandibular-, Mandibular- und III. Kopfhöhle (Rectus externus-Höhle) überall beschrieben worden und als mesodermale Urgebilde des Vorderkopfes angesehen worden sind, sich auch bei *Pristiurus* in der Majorität der Fälle vorfinden, so giebt es doch zahlreiche Ausnahmen, in denen Varianten darauf hinweisen, dass es sich dabei kaum um Urgebilde handle, dass vielmehr diese drei Blasen des Vorderkopfes nur als relativ grundlegende Bildungen

betrachtet werden dürfen, wohl dazu geeignet, für eine auf die Selachier zurückzubeziehende Morphologie der übrigen Vertebraten als maßgebend angesehen, aber nicht als constitutive Urorgane der Vorfahren der Selachier aufgefasst zu werden, wie es die Morphologie bisher that.

Die Gestaltung des Vorderkopfmesoderms bei den nachfolgend beschriebenen Embryonen wird das des Näheren darlegen.

Embryo XXXIV 941 von 2,5 mm Länge zeigt schon ein überall geschlossenes Medullarrohr mit beträchtlich fortgeschrittener Hirn-, aber noch nicht eingetretener Kopfbeuge, d. h. die ventrale Vorderkopfwand ist noch nicht eingeknickt. Auf seitlich liegenden Sagittalschnitten bildet die Mandibularhöhle ein gleichseitiges Dreieck, dessen Grundlinie der ventralen Ectodermwand parallel läuft; weiter gegen die Mittelebene zu drängt sich die caudale Seite dieses Dreiecks in convexem Bogen in den Hohlraum der Blase vor, dazu getrieben durch die Vorwölbung des Spritzlochkiemensackes, der anfängt sich aus dem cylindrischen Entoderm nach außen vorzuwölben. Die dorsal-frontale Wandung des Dreiecks zeigt dickere Wandungen und zugleich leichte bogenförmige Conturen, drei oder vier an der Zahl. In diesem Stadium ist es nun noch nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen den Elementen der II. und III. Kopfhöhle zu ziehen, und man kann wohl für möglich halten, dass die hinterste Partie der Mandibularhöhle ebenso gut noch zur vordersten der III. Kopfhöhle sich ausgestalten kann, wie dass sie der Mandibularhöhle verbleibe: auf den beiden Antimeren dieses Embryos sind beide Möglichkeiten realisirt, zugleich aber auch Bilder geboten, die darauf hindeuten, dass es sich bei beiden Kopfhöhlen um Verschmelzung ursprünglich gesonderter kleinerer Somite handelt. Die auf die Mandibularhöhle folgenden Abschnitte des Kopfmesoderms zeigen noch keinen Beginn zu Blasenbildung, sogar fehlt ihnen jede Spur eines Hohlraumes: von der Kuppe des eben sich bildenden Spritzlochsackes bis zu dem folgenden Hyoidsack, welcher unter der beginnenden Einstülpung des Ohrbläschens gelegen ist, erstreckt sich eine zwar solide aber zugleich unregelmäßig gestaltete, schmale Mesodermmasse, an der noch keine deutliche Eintheilung zu erkennen ist, die aber ihre Seitenplattenabschnitte zwischen die beiden in Bildung begriffenen Kiemensäcke erstreckt. Dass es sich bei dieser Mesodermmasse um die noch nicht differenzirten Somite III bis V der Autoren, resp. um die nicht mehr deutlich differenzirten Vorderkopfurwirbel handelt, die wir so bestimmt bei *Torpedo*,

auch in der anfänglichen Bildung der hinteren Abschnitte des Rectus externus erkennen konnten, ist klar, ebenso klar aber auch, dass es leicht geschehen konnte, in dieser indifferenzirten Masse keine Metamerisation und erst in der nun folgenden Blasenbildung der III. Kopfhöhle das Äquivalent eines Somits zu erblicken. Und da die meisten Untersuchungen, auf welche die ontogenetischen Angaben über die Gliederung des Kopfmesoderms der Selachier fußen, an *Pristiurus* gemacht wurden, so begreift man einigermaßen, wie diese Angaben sich den traditionellen Auffassungen der vergleichenden Anatomie anschlossen.

Prüft man nun die einschlägigen Verhältnisse an dem Embryo XXXIV 937 von 4 mm Länge, so findet man die Mandibularhöhle auf dem einen Antimer in deutlichstem Lumenzusammenhang mit dem hier unzweifelhaft in den Verband der III. Kopfhöhle übergegangenen Abschnitt, wodurch bewiesen wird, dass die Abgliederung der Mandibularhöhle von der III. Kopfhöhle keine typische Bedeutung besitzt; auf dem anderen Antimer ist dieser Zusammenhang weniger deutlich, und es könnte sich leicht ergeben, dass bei weiterer Entwicklung die Trennungslinie der Mandibularhöhle vor den zweifelhaften Abschnitt fiele, dass somit die normalen Gliederungsverhältnisse einträten.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Embryo XXXIV 896, gleichfalls von 4 mm Länge; auch bei ihm besteht eine Verbindung des Hohlraumes der Mandibularhöhle mit dem Anfangsstück der III. Kopfhöhle, welche wahrscheinlich in späteren Stadien verschwindet. Die Elemente der III. Kopfhöhle selber sind aber ebenso wenig streng von ihren caudalen Nachbarn geschieden, und man findet unregelmäßig gestaltete Hohlräume in dem gesammten Mesoderm vom Ende der Mandibularhöhle bis über den Hyoidsack hinaus, ohne ein Anzeichen deutlicher metamerischer Gliederung; nur auf einem Schnitt sind die vorderen dieser Hohlräume zu einer einheitlichen Blase verbunden, welche als die spätere Höhle des III. Segmentes der Autoren angesehen werden kann und nach hinten gerade mit der Hinterwand des Spritzlochsackes abschneidet.

Ähnlich verhält sich auch ein Embryo von etwas weiter vorgeschrittener Kopfbeuge, aber auch nur 4,2 mm Länge, XXXIV 1 (grau), bei dem die Höhlen der Mandibular- und der III. Kopfhöhle communiciren, wobei die letztere so deutlich über dem Spritzlochsack liegt, dass gar kein Zweifel an ihrer wirklichen Bedeutung als III. Kopfhöhle sein kann.

Dasselbe zeigen Embryo XXXIV 12 (grau), XVXIV 895, von 5 mm Länge, XV 709 von 5 mm, XXXIV 761 von 5,5 mm Länge — beim letzteren Embryo ist noch als besonders auffällig hervorzuheben, dass die Höhlung der III. Kopfhöhle bis über den Hyoidsack hinausreicht, also in gewissem Sinne von Beginn der Mandibularhöhle bis zum Hyoidsack reicht — auch Embryo XXXIV 890 von 6 mm Länge zeigt deutliche Communication beider Kopfhöhlen, und so wird dieses leicht zu vermehrende Verzeichnis wohl den Beweis dafür liefern, dass die Abgrenzung der Mandibularhöhle gegen die III. Kopfhöhle keine tiefere morphologische Bedeutung hat, sondern einfach als in der Majorität der Fälle vorkommend angesehen werden muss.

Und um so weniger braucht man an dieser Erkenntnis Anstoß zu nehmen, als wir ja bereits erkannten, dass die Producte der III. Kopfhöhle und diejenige der Mitte der Hauptblase der Mandibularhöhle zu demselben definitiven Gebilde zusammentreten, dem des M. rectus externus — wobei freilich unbestimmt und variirend der Antheil der III. Kopfhöhle erscheint, der von hinten nach vorn fortschreitend in der Ausbildung von Muskelfasern bald lässig, ja wohl ganz passiv erscheint, so dass gelegentlich nur der vorderste Abschnitt der III. Kopfhöhle überhaupt dauernden Antheil an der Bildung des Rectus externus nimmt, bald aber auch ein beträchtlicher Abschnitt der III. Kopfhöhle neben einem geringfügigeren der Mandibularhöhle in Anspruch genommen wird, zumal in den Fällen, in welchen die Mandibularhöhle in ihrem mittleren Theile von Hause aus ziemlich verschmälert erscheint.

Nun ist es freilich wahr, dass die Einsicht, die Mandibularhöhle liefere einen wesentlichen Theil der Muskelmasse des Rectus externus, wiederum am schwierigsten am Embryonenmaterial von *Pristiurus* zu constatiren ist, der also auch in diesem Falle sich als das ungünstigste Object für die Feststellung typisch bedeutsamer Vorgänge der Selachierentwicklung documentirt und weit hinter *Scyllium* und *Torpedo* zurückbleibt. Weder auf Sagittal- noch auf Horizontalschnitten lässt sich bei *Pristiurus* mit ähnlicher Leichtigkeit, wie bei *Scyllium* oder *Torpedo* oder auch bei *Mustelus*, wie wir weiter unten sehen werden, beobachten, dass die Muskelmasse des Rectus externus zuerst an der medialen Wand der Mandibularhöhle sich differenzirt: man sieht nur, dass eine schwache Verdickung dieser Wand in Zusammenhang mit der gleichfalls sich zur Bildung von Muskelfasern anschickenden III. Kopfhöhle steht. Ich halte es

sogar für möglich, dass die Auffindung des richtigen Thatbestandes vielleicht nicht geglückt wäre, hätte ich ausschließlich an *Pristiurus*-Embryonen gearbeitet. Immerhin ist es, wenn man einmal diesen Thatbestand kennt, auch bei *Pristiurus* nicht allzu schwer, die autochthone Muskelbildung an der medialen Wandung der Mandibularhöhle zu constatiren.

Es bliebe mir nun noch übrig, auf die große Breite der Adductoranlage bei *Pristiurus*-Embryonen hinzuweisen und festzustellen, dass diese Breite sich zurückbeziehen lässt auf die bei *Torpedo* beobachtete Spaltung des Y-Stiels, somit auf ursprüngliche Trennung und nachträgliche Verschmelzung oder vielmehr von vorn herein unvollkommene Theilung der Seitenplattenabschnitte der Mandibularhöhlensomite deutet; ich ziehe es aber vor, diese Thatsache bei Besprechung der Bildung von *Mustelus* ins richtige Licht zu rücken, zu der ich jetzt übergehe.

f. *Mustelus laevis.*

An den jüngsten Stadien von *Mustelus* ist nichts Bemerkenswerthes zu notiren, das über das Vorderkopfmesoderm irgend welche neue Aufschlüsse geben könnte. Die Ausbreitung der vordersten Partien des Mesoderms in den seitlichen Verbreiterungen der Kopflappen ist dieselbe, wie bei den bereits beschriebenen Arten, und mit der Aufrichtung der Kopflappen richtet sich auch bei *Mustelus* aus diesen seitlichsten Theilen das Material auf, aus dem später der M. obliquus superior entsteht. Bei dem Embryo XXVIII 626 von 1,3 mm Länge ist noch kein eigentlicher Hohlraum am Vorderkopfmesoderm zu sehen: er tritt erst auf bei dem um Geringes größeren Embryo XXVIII 625 von 1,5 mm Länge und erscheint als eine Anzahl kleiner, auf einander folgender Längsspalten, die von der Schnauze anfangend etwa so weit caudalwärts reichen, wie das Vorderende des Embryos über den Dotter frei hervorragt. Es entspricht diese, sich gerade ausstreckende Partie des Mesoderms ziemlich genau der späteren Mandibularhöhle, deren Gesammtlumen also aus einer Anzahl hinter einander liegender Längsspalten zusammenfließt, deren dorsale, leicht bogenförmig geschwungene Begrenzung die Annahme einer ursprünglichen Sonderung wesentlich unterstützt.

Zugleich mit dem Beginn der Aufrichtung der Kopflappen und einer leichten Beugung ihrer verbindenden Grundplatte beginnt auch die Mandibularhöhle als einheitliche Bildung sich zusammenzu-

schließen, was sich hauptsächlich in dem Verschmelzen der Hohlräume zu einer einzigen Höhlung ausspricht — einer Höhlung, die auch anfängt sich innerhalb der noch sehr unregelmäßig gestalteten Seitenplatten ventral zu documentiren.

Der 3 mm lange Embryo XXVIII 623 zeigt bereits das Medullarrohr in ganzer Länge geschlossen, die primäre Augenblase angelegt, aber noch keine Spur der Wucherung der Ganglienleiste. Die Hirnbeuge ist bereits beträchtlich vorgeschritten, aber noch ist das ventrale Ectoderm des Vorderkopfes nicht eingeknickt, also die Kopfbeuge hat noch nicht begonnen. Der Hohlraum der Mandibularhöhle ist schon beträchtlich, aber noch länger als breit oder hoch, d. h. caudo-frontalwärts am weitesten. Die Andeutung der Composition aus drei oder mehr gewölbten Bogenabschnitten der dorsalen Wandung ist bereits verloren gegangen, aber seitlich ist die Verbindung des großen Hohlraums mit einer ventralen Höhle deutlicher geworden. An die Mandibularhöhle schließt sich caudalwärts unregelmäßig aus zwei Lamellen, die eng an einander stoßen, geformtes Mesoderm an — daraus irgend welche ursprüngliche Structur ablesen zu wollen, würde schwerlich gelingen, falls nicht bereits aus den klareren Bildungen bei *Torpedo* das Prototyp auch dieser Gestaltungen gewonnen wäre. Hier und da ist ein Längsspalt erkennbar, der die beiden Lamellen von einander trennt, seitlich verlängern sie sich in unregelmäßig zackig geformtes Seitenplattenzellmaterial.

Der um Weniges größere Embryo XXVIII 624 zeigt nun schon eine lebhafte Wucherung der Ganglienleiste am Vorderkopf bis hinter die Ohrblase, während am Rumpfe nur erst eine lockere Schicht wuchernder Zellen auf der Nahtlinie der geschlossenen Ränder des Medullarrohres zu erkennen ist. Zugleich sieht man aber auch die Hirnbeuge zu einer Kopfbeuge weiter entwickelt, und die ventrale Ectodermwandung des Vorderkopfes in concaver Rundung gekrümmt; die am meisten nach innen gerichtete Knickung liegt aber bei diesem Embryo nicht in der späteren Hyphophysengegend, sondern weiter caudalwärts am Anfang der späteren länglichen Mundspalte. Bei diesem Embryo ist nun die Mandibularhöhle bereits wesentlich umgestaltet: ihre größte Distanz misst sich schräg vom Beginn der ventralen Höhlung bis zu der späteren Höhle des Obliquus superior; die Breite des dorsalen Theils ist nur die Hälfte dieser Distanz. Auch ist es bemerkenswerth, dass auf dem einen Antimer eine Communication der Mandibularhöhle mit der auf sie folgenden III. Kopfhöhle

stattfindet, auf dem andern Antimer aber nicht: wiederum ein deutlicher Beweis, wie wenig principielle Bedeutung diesen Trennungen oder Verbindungen des Vorderkopfmesoderms zukommt. Ebenso ist die Scheidung der nachfolgenden Mesodermpartien der sog. III. Kopfhöhle unbestimmt und unklar, und noch sind die einzelnen Spalträume der sie ausmachenden Somite nicht zu einer bestimmt begrenzten Gesammthöhle zusammengeflossen; das geschieht erst in späteren Entwicklungsstadien. Die von diesen Mesodermtheilen abgehenden Seitenplattenbestandtheile des Hyoidbogens bilden noch nicht einen hohlen Schlauch, wie die Mandibularhöhle — die auch dadurch ihre gesonderte Bedeutung zu erkennen giebt.

Nur um zu zeigen, wie häufig die Fälle anomaler Verbindung der Hohlräume der einzelnen Kopfhöhlen sind, citire ich hier den Embryo XXVIII 632, bei dem auf beiden Antimeren die Mandibularhöhlen mit den caudalwärts folgenden Somiten durch Canäle in Zusammenhang stehen. Ferner möchte ich besonders hervorheben, dass bei diesem Embryo auch die Hyoidhöhle mit der Mandibularhöhle ventral communicirt — ein Factum, welches gleichfalls darin seine Bedeutung findet, dass es von anderen Autoren geleugnet und zu einer negativ wichtigen Thatsache aufgebauscht worden ist[1]. Dieses Factum wiederholt sich an dem horizontal geschnittenen Embryo XXVIII 627, der gleichfalls 3 mm Länge besitzt; es wird weiterhin noch oft von mir nachgewiesen werden.

Embryo XXVIII 619 von 3,5 mm Länge zeigt keine Verbindung zwischen III. Kopfhöhle und Mandibularhöhle, auch sind ventral Hyoidschlauch und Mandibularschlauch geschieden. An diesem Embryo ist die III. Kopfhöhle scheinbar typisch aus zwei gleich großen Blasen gebildet, die nur durch eine Einschnürung von einander geschieden sind, aber doch durch einen Hohlraum in dieser Einschnürung mit einander communiciren; auf dem einen Antimer steht die hintere Blase auch noch in Communication mit weiteren caudalwärts liegenden Mesodermabschnitten, so dass über ihre Grenze nichts festgestellt werden kann.

Embryo XXVIII 628 von 3,8 mm Länge zeigt wiederum Communication dorsal zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle und ventral zwischen den dazu gehörigen Schläuchen in beiden Antimeren.

Embryo XXVIII 620 von 4 mm Länge lässt nun schon eine

---

[1] Vgl. van Wijhe, Beitr. z. Anatomie d. Kopfregion d. *Amphioxus*. in: Petrus Camper Jena 1. Bd. 1901 pag. 174.

festere Umgrenzung der III. Kopfhöhle erkennen, wie sie als typisch von den Autoren beschrieben worden ist. Bei diesem und dem vorhergehenden Embryo erscheint die eigentliche Mandibularhöhle, d. h. die dorsale, dem Schlauch des späteren Adductors aufsitzende Blase, als eine fast ganz runde Hohlkugel mit nach innen glatt abgegrenzter Wandung, welche nach außen unregelmäßig sich zu Mesenchym zerfasert.

Bei Embryonen von 5 mm Länge, wie XXVIII 617, fängt schon die Reduction der Wandungen der III. Kopfhöhle an. Dieselbe verschmälert sich an ihrem hinteren Ende, verbreitert sich aber am vorderen; die dorsalen Theile der Gesammtwandung zeigen weitere Differenzirung der Zellen, während die ventralen sich von den Beziehungen zu den Seitenplatten loslösen und zum Theil sogar völlig verschwinden. Dagegen bleibt die Verbindung der eigentlichen Mandibularhöhle mit dem Lumen ihrer ventralen Fortsetzung nach wie vor bestehen und geht durch dieselbe bis zur hypobranchialen Verbindung mit dem Hyoidschlauch und den gemeinsamen hypobranchialen Räumen, welche von den übrigen Visceralbögen und dem Pericard ausgehen.

Bei den nun folgenden Entwicklungsstadien macht sich in den Beziehungen des Mandibularschlauches zur Mandibularhöhle eine Veränderung geltend, welche im Wesentlichen darin besteht, dass der Schlauch selbst sich verbreitert, sein Lumen aber sich verschmälert, und seine Ansatzstelle an der eigentlichen Mandibularhöhle sich etwas verändert. Bei dieser Veränderung geräth die hintere Wandung des Schlauches mehr nach außen, die vordere aber nach innen, so dass der Ansatzpunkt des ganzen Schlauches eine Drehung erfährt. Hierdurch wird es auch bewirkt, dass die hintere Wandung sich von der Wandung der Hauptblase der Mandibularhöhle deutlicher absetzt und allmählich mit einer knieartigen Vorragung nach der Seite und nach außen vorragt. Ähnlich ragt aber auch die vordere Seite des Schlauches nach der nun schon durchgebrochenen Mundspalte vor — und so entsteht eine ringförmige Einschnürung der eigentlichen Mandibularhöhle gegen den Hohlraum und die Wandungen des Mandibularschlauches, d. h. des Adductor mandibulae. Auf welche Agentien diese Drehung des Mandibularschlauches zu schieben sei, bleibe dahingestellt — schwerlich aber ist die stärkere Entwicklung der Spritzlocharterie daran unbetheiligt, da sie mit starker Biegung von unten her sich dem Mandibularschlauch anschmiegt und vor und unter der Mandibularhöhle zur

Bildung des Sinus cephalicus und des späteren Circulus cephalicus beiträgt. Bei Embryonen von 8,5 mm Länge ist die Drehung des Mandibularschlauches schon so beträchtlich, dass auf Sagittalschnitten zuerst diese nach außen gewendete, bisher hintere Partie des Schlauches in die Erscheinung tritt; es mag vielleicht dienlich sein, schon hier auszusprechen, dass aus dieser äußersten Partie des Mandibularschlauches die Muskulatur des späteren Spritzlochmuskels hervorgeht — was die Feststellung der ursprünglichen Composition der Mandibularhöhle doppelt interessant erscheinen lässt. Das Knie, welches gerade am Ansatzpunkte des Schlauches, am Hinterrande der Mandibularhöhle, auf einer Reihe von Sagittalschnitten zur Erscheinung kommt, liegt dem vorderen unteren Ende der Blase der III. Kopfhöhle zunächst: so weit also von Anfang an durch die Vorwölbung des Spritzlochsackes Seitenplattenelemente der III. Kopfhöhle in den Mandibularbogen hineingedrängt wurden, sind sie in dieser, jetzt zum Spritzlochmuskel sich ausbildenden Partie der Adductormuskulatur enthalten. Die Einschnürung aber, welche oberhalb dieser knieartigen Ausbuchtung des Mandibularschlauches gegen die Mandibularhöhle sich bildete, wird immer enger, und es bleibt nur ein schmaler Zusammenhang zwischen dem Haupttheil der Mandibularhöhle und dem inneren vorderen Theil des Adductorschlauches übrig, der indess bei Embryonen von 15—16 mm Länge auch verloren geht; bei Embryonen dieser Größe bemerkt man noch eine sich auflösende schmale Zellbrücke zwischen dem Adductor und dem letzten Rest der ursprünglich weiten Mandibularhöhle, die aber jetzt sehr schmal geworden ist und von oben nach unten sehr in die Länge gezogen erscheint, so dass ihr Höhen- und ihr Breitendurchmesser wesentlich den früher größten Längsdurchmesser übertreffen. Der Höhendurchmesser erlangt beträchtliche Zunahme durch die nun wesentlich sich verlängernde äußere und obere Wandung der Mandibularhöhle, die zum M. obliquus superior auswächst und anfänglich noch den ursprünglichen Hohlraum als einen länglichen Zipfel der Gesammthöhle beibehält. Der Breitendurchmesser wird am besten durch die bei *Mustelus* ganz besonders klare autochthone Muskelfaserbildung der medialen Wandung der Mandibularhöhle bezeichnet, die als Verdickung einer mittleren Partie dieser Wandung entsteht, ehe noch ein deutlicher Anfang zur Muskelfaserbildung an der geschlossenen, hinter der Mandibularhöhle folgenden III. Kopfhöhle zu erkennen ist. Es ist somit auch an *Mustelus*-Embryonen mit besonderer Leichtigkeit zu constatiren, dass der Haupttheil des M. rectus

externus durch Zellen der Mandibularhöhle geliefert wird, und dass erst allmählich die von der III. Kopfhöhle gelieferten Muskelfasern mit denen der Mandibularhöhle sich zu dem Muskelbauch des Rectus externus verbinden, wobei die vordere, quer gerichtete Partie der Muskelfasern von der Mandibularhöhle, die hinteren, längs gerichteten von der III. Kopfhöhle herrühren. Mit dieser Umwandlung geht Hand in Hand ein Vorrücken der III. Kopfhöhle in den Raum, der durch die von hinten nach vorn sich abplattende Mandibularhöhle frei wird: man erkennt dies allmähliche Vorrücken der III. Kopfhöhle besonders leicht an der Verschiebung, die ihr vorderer Theil gegenüber dem Ganglion Gasseri erfährt. Denn während von Haus aus dieses Ganglion über die Grenzen der beiden Kopfhöhlen hinübergreift, geräth bei der weiteren Entwicklung die III. Kopfhöhle mit ihrem vorderen Abschnitt vollkommen vor das Ganglion, ja bei Embryonen von 14—16 mm Länge kann man beobachten, dass die III. Kopfhöhle zur Hälfte vor, zur Hälfte hinter dem Ganglion liegt. Gleichzeitig verschiebt sich die Lage der Mandibularhöhle in solcher Weise, dass ihr ursprünglicher Längsdurchmesser fast = 0 wird, der Querdurchmesser aber bestehen bleibt, so dass ihre ursprünglich mediane Wandung zur frontalen wird — womit dann auch die sehr starke Verdickung eben dieser frontalen Wandung, aus welcher der vordere Abschnitt des Rectus externus hervorgeht, quer gerichtet erscheint, so dass sich die Fasern des hinteren, aus der III. Kopfhöhle hervorgehenden Theils dieses Muskels an ihr inneres Ende ansetzen. Während aber der vordere Theil schon als solide Zellmasse mit Beginn von Faserbildung besteht, ist der hintere Abschnitt noch eine deutliche, in die Länge gestreckte Blase, deren Wandungen sich erst allmählich verdicken und zu Muskelfasern umwandeln. Der Gesammtverschiebungsprocess der Mandibularhöhle gleicht also einer Drehung von 90° um ihre dorso-ventrale Achse: wie die Seitenplatten sich in einer Weise drehen, dass der ursprünglich hintere Theil nach außen sich lagert, so dreht sich in umgekehrter Richtung der obere Theil, die eigentliche Blase, und bringt die mediane Partie nach vorn. Man muss diese Processe sich klar vorstellen, wenn man all die Umlagerungen in ihrem Zustandekommen begreifen will, aus denen nachher die eigentliche Muskulatur des Auges, der Kiefer und des Spritzloches hervorgeht. Bemerkenswerth bleibt bei diesem Vorgange auch, dass die Blase der Mandibularhöhle früher obliterirt, als die der III. Kopfhöhle und die der Prämandibularhöhle.

g. Mustelus vulgaris.

Da alle wesentlichen Verhältnisse bei beiden Arten von *Mustelus* sich fast ganz identisch zeigen, so möge es genügen, auch von *M. vulgaris* einige Fälle zu notiren, welche für die Variabilität der Grenzen oder des Zusammenfließens der sog. typischen Kopfhöhlen sprechen.

Embryo XXVII 506 (roth) von 10 mm Länge zeigt eine fast völlige dorsale Verschmelzung der III. Kopfhöhle mit der Mandibularhöhle auf dem einen Antimer, während das andere sich normal verhält.

Bei Embryo XXVII 502 (roth) von 8 mm Länge ist auf dem einen Antimer die ventrale Verschmelzung des Mandibularschlauches mit der hypobranchialen Verlängerung des Pericardialsackes, d. h. also der ursprünglichen Leibeshöhle, eine absolute, auf dem anderen ist zwischen beiden Höhlen keine Communication. Also auch hier Variabilität und kein typisches Verhalten (vgl. pag. 72).

Völlige Verbindung beider Schläuche, d. h. des mandibularen und des hyoidalen, mit der Hypobranchialhöhlung zeigt Embryo XXVII 501 (roth) von 6 mm Länge, und zwar auf beiden Seiten gleichmäßig.

Dasselbe zeigt Embryo XXVII 93 von 7 mm Länge auf Horizontalschnitten mit vollster Deutlichkeit; dasselbe auch XXVII 100 von 10 mm Länge, XXVII 348 von 9 mm Länge, XXVII 351 von 12 mm Länge, XXVII 355 von 14 mm Länge — kurz, es scheint nichts unbegründeter zu sein, als eine Sonderstellung des Mandibularschlauches gegenüber den übrigen Seitenplattenprodukten in ihrer Verbindung mit den hypobranchialen Verlängerungen der Pericardialwandungen annehmen zu wollen, weil bei einigen Selachier-Embryonen die offenbar ursprünglichere Verbindung dieser Hohlräume nicht mehr zu Stande kommt oder nicht erhalten bleibt.

h. Acanthias vulgaris.

Bei Embryonen von ca. 2 mm Länge oder, um mich der herkömmlichen Bezeichnungen zu bedienen, von acht bis neun freien Urwirbeln, treffen wir die Mandibularhöhle und die auf sie folgenden Mesodermabschnitte des Vorderkopfes in einer Verfassung, die nicht ohne specielles Interesse ist. Ein solcher in Sagittalschnitte zerlegter Embryo (XXVI 284) zeigt zunächst noch ein offenes Medullar-

rohr, das aber schon stark aufgerichtete Medullarwülste erkennen lässt; die Kopfplatten stehen wie Flügel an dem Vordertheil des Embryos ausgebreitet, ein Anfang zur späteren Augenbildung ist bereits wahrnehmbar.

An diesem Embryo stellt sich die spätere Mandibularhöhle folgendermaßen dar, wenn man die Sagittalschnitte von innen, d. h. von der Chorda aus, nach außen zum Ectoderm verfolgt. Neben der Chorda kommt zunächst eine flache, von zwei auf einander liegenden Membranen gebildete Platte zur Erscheinung, Membranen, welche an ihrer innersten Partie in einander übergehen; der Hohlraum zwischen beiden ist nicht ganz regelmäßig, an einzelnen Stellen klafft er mehr aus einander in spitz-ovaler Gestalt, an anderen nähern sich die beiden Membranen bis zur Berührung. Die dorsale Membran ist meist etwas dünner als die ventrale. Nach vorn zu, gegen die Spitze des Kopfes, hängen diese beiden Membranen mit einer Zellmasse zusammen, die einen größeren Höhendurchmesser besitzt und in der Mittellinie unmittelbar mit der Chorda und dem blinden Vorderende des Entoderms zusammenhängt, wie Taf. 11 Fig. 9 zeigt. Nach hinten, caudalwärts, stoßen die beiden Membranen an eine Mesodermmasse an, welche auf ihrer innersten Partie gerade so, wie die Mandibularhöhlenanlage aus zwei in einander übergehenden Membranen besteht, aber in ihrer cellulären Composition Unterschiede erkennen lässt. Sie sind aus größeren oder vielmehr höheren, dichter an einander gepressten Zellen gebildet, deren Kerne am äußeren Ende dicht neben einander stehen, während die innere blasse Schicht um einen Hohlraum gruppirt ist, welcher sich als die Fortsetzung jenes Spaltes ausweist, der zwischen den Membranen der Mandibularhöhle besteht. Die Anordnung dieser hinteren Mesodermmasse erinnert jedes an diese Dinge gewöhntes Auge an die Formation von Urwirbeln, die ohne Querfurchen- oder Querwandbildung auf längerer Strecke bei Zunahme der Zellhöhe innerhalb beider Wandungen bis auf den vordersten, bereits isolirten Occipitalurwirbel zurückgeht. Diese Strecke, vom Ende der Mandibularhöhle bis zu dem ersten, bereits isolirten Urwirbel ist groß genug, um aus ihr ungefähr fünf bis sechs ähnlich große Urwirbel herzustellen; nähme man statt dieses vordersten großen Occipitalurwirbels aber einen der hinteren oder mittleren Urwirbel, wie sie dieser Embryo aufweist, als Normalurwirbel, so ließen sich gewiss sieben bis neun aus jener noch nicht segmentirten Strecke herstellen.

Es leidet keinen Zweifel, dass die vorderste Partie dieser Bildung, die sich dicht der Mandibularhöhlenbildung anschließt,

der III. Kopfhöhle den Ursprung giebt; wenn also, wie Hoffmann in seiner Bearbeitung der *Acanthias*-Embryologie angiebt, der erste selbständige Urwirbel dieses Stadiums dem 8. Urwirbel des van Wijhe'schen Schemas entspricht, so wären für das III. bis VII. van Wijhe'sche Somit 5 bis 9 Urwirbel in der noch unsegmentirten Masse disponibel. Man muss also weitere Stadien ins Auge fassen, um aus ihnen ablesen zu können, welche Zahl der Wirklichkeit am nächsten käme. Misst man nun aber mit demselben Maßstabe die Strecke, welche vorher als der Mandibularhöhle entsprechend angesehen werden muss, so kommt man zu der Ziffer 3 bis 5, je nachdem man einen Occipital- oder einen normalen Rumpfurwirbel als Maßstab anlegt. Auf den nun weiter seitwärts folgenden Schnitten offenbart die unsegmentirte, hintere Masse Anfänge einer Theilung, die aber zu unregelmäßig und unbestimmt ist, um eine wirkliche Zählung zu erlauben; auch die Mandibularzellmasse giebt vielfache Zeichen einer Gliederung zu erkennen, welche sogar an den äußeren Theilen zu deutlichen, aber nicht durchgeführten Querwänden gelangt. Eine Zählung wird aber dadurch nicht ermöglicht — und so bleibt die Abschätzung der in die Bildung der Mandibularhöhle aufgegangenen Urwirbel bei *Acanthias* zweifelhaft.

Dass diese Querwände aber keine zufälligen Bildungen seien, erweist ihr ziemlich regelmäßiges Auftreten in diesem Stadium. Auch bei dem etwas weiter vorgeschrittenen Embryo XXVI 288 finden sich dieselben, und ganz besonders deutlich zeigt sie der in Querschnitte zerlegte Embryo XXVI 286 und der ebenfalls quer geschnittene Embryo XXVI 290. Ja, auf diesen beiden letzten erinnert das Bild der Mandibularhöhle mitunter an die Bilder von *Torpedo*. Aber es ist nur ein rasch vorübergehendes Stadium, in dem diese Querwände existiren, später zeigt sich keine Spur derselben. Vielleicht hat auch Hoffmann dieselben schon gesehen, denn er sagt: »die Höhlung zeigt eine sehr unregelmäßige Gestalt und wechselt fast auf jedem Schnitt, außerdem zeigt sie sehr große individuelle Schwankungen« (l. c. pag. 248).

Leider besitze ich von *Acanthias* keine vollständigen Serien, die es mir erlaubten, auch die kleinen Veränderungen und Fortschritte der Entwicklung zu controlliren. Auf die eben beschriebenen Stadien mit noch völlig offenen Medullarplatten folgt ein anderes, das nicht nur das Medullarrohr geschlossen, sondern sogar die Kopfbeuge vollzogen und die Wucherung des Mesectoderms bis zu seinem Vordringen unter die Augenblase und fast bis an die Anlage der Thyreoidea

gefördert zeigt. Die Veränderungen, welche bei diesem Embryo XXVI 283 das Vorderkopfmesoderm erkennen lässt, sind bereits sehr beträchtlich: die Mandibularhöhle ist zu einer einfachen Blase umgewandelt, deren Hohlraum bis in den Muskelschlauch der Seitenplatten vorzudringen im Begriff ist, welcher übrigens mit dem Muskelschlauch der Hyoidhöhle und den übrigen ventralen Theilen des Cöloms in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Anzeichen irgend einer weiteren Gliederung gewährt die Mandibularhöhle nicht. Nach hinten grenzt sie an die III. Kopfhöhle, welche auch jetzt noch in demselben langen Zusammenhange besteht, wie bei den zuerst beschriebenen Embryonen, woraus also wohl zu schließen ist, dass auch in den dazwischen liegenden Stadien keine weitere Gliederung eingetreten sein dürfte. Das ist auffallend genug, denn diese lange Mesodermmasse enthält nicht nur das Material des III., sondern auch des IV., V. und VI. der VAN WIJHE'schen Somite, ohne diese Abschnitte durch irgend ein äußeres Zeichen kund zu geben (Taf. 11 Fig. 13). Ja, bei dem Embryo XXVI 269 scheint sogar noch ein weiterer Urwirbel in den Verband dieses langen, durch eine gemeinsame Höhlung ausgezeichneten Stückes des Vorderkopfmesoderms aufgenommen zu sein (Taf. 11 Fig. 12), wodurch die Anomalie dieser Formationen noch stärker ausgeprägt erscheint. Ich bilde auch noch eines dritten Embryos (XXVI 324) Vorderkopfmesoderm ab, um dieselbe Structur erkennen zu lassen, und betone, dass diese Abbildungen durchaus naturgetreu und nach keiner Richtung schematisch ausgeführt sind. Diese stricte Naturwahrheit ist dadurch besonders bedingt worden, dass durch meine Vorgänger in der Untersuchung der *Acanthias*-Entwicklung Angaben gemacht und durch Abbildungen erhärtet wurden, welche nichts weniger als dem kritischen Zustande entsprechen, den die Objecte der Untersuchung offenbaren. So hat vor Allem HOFFMANN eine Darstellung gegeben, welche ich nicht als richtig anerkennen kann. Er schreibt (l. c. pag. 249) von einem Embryo mit 15 freien Somiten das Folgende: »Der siebente Urwirbel VAN WIJHE's, der erste cänogenetische Urwirbel, welchen ich also künftig bei der Zählung als Somit I bezeichnen werde, hat sich jetzt vollkommen abgegliedert. Die palingenetischen Urwirbel bilden dann noch eine mehr oder weniger zusammenhängende Masse, sind aber durch Querfurchen schon sehr deutlich abgegrenzt, wenigstens gilt dies von dem sechsten und fünften, dritten und zweiten Somit, während die Querfurchen zwischen Somit V und IV, und IV und III weniger scharf ausgeprägt sind.« Vergleicht man mit dieser Be-

schreibung auf der einen Seite die Abbildung, welche Hoffmann auf Taf. 3 Fig. 19 giebt und auf der anderen die Abbildungen, die ich auf Taf. 11 Fig. 14—18 gebe, so wird man zugestehen müssen, dass sowohl Abbildung als Beschreibung Hoffmann's nichts weniger als dem Thatbestande entsprechen, wie ihn wenigstens die mir vorliegenden Embryonen offenbaren. Von einer Scheidung in so gleichmäßig begrenzte vier Urwirbel ist in dieser langen Mesodermmasse keine Spur zu erkennen, vielmehr sind die sehr unregelmäßigen Conturen und die ebenso unregelmäßigen Hohlräume recht sehr geeignet, uns gründlich irre zu führen sowohl über die ursprüngliche Zusammensetzung dieses ganzen Gebildes als auch über die daraus, mehr oder weniger direct, hervorgehenden Theile. Um so bemerkenswerther ist es aber, dass Koltzoff sich auf Hoffmann's Darstellung bei *Acanthias* beruft, um die Zweifel zu beseitigen, ob das IV. Somit von *Ammocoetes* als ein ursprüngliches angesehen werden müsse. Er schreibt (l. c. pag. 321): »Die Hypothese Rabl's (1892), nach welcher das 4. Somit von van Wijhe sich von dem darauf folgenden ersten echten Somit scharf unterscheide, wurde schon von Hoffmann ausführlich erörtert und widerlegt, so dass man sich bei derselben hier nicht aufzuhalten braucht. Einige Forscher (Dohrn 1890, Killian 1891, Platt 1891, z. Th. Severtzow 1898, Braus 1899) meinen, dass das von van Wijhe als einzelnes, viertes Somit beschriebene Gebilde thatsächlich als Homologon zweier oder sogar mehrerer Somite erscheint. Jedoch sorgfältigere Untersuchungen Hoffmann's (1898) und Neal's (1898) zwangen uns, zu den Ansichten van Wijhe's zurückzukehren.«

Wie weit die Resultate der Untersuchungen Hoffmann's eine solche Auffassung Koltzoff's rechtfertigen können, wird aus den Abbildungen zu entnehmen sein, die hier durch Dr. Gast durchaus naturgetreu gegeben werden. Ich könnte noch hinzusetzen, dass auch die späteren Stadien nicht im geringsten günstiger für die Richtigkeit der Hoffmann'schen Auffassungen sprechen; wenn also Koltzoff keine besseren Stützen für seine Deutungen des *Ammocoetes*-Mesoderms hat, so wird es wohl auch um die Ursprünglichkeit dieser Somite recht bedenklich stehen — was ich übrigens aus eigener Anschauung der *Ammocoetes*-Entwicklung bereits wusste, und im »Nachtrag 3« der 22. Studie hervorhob.

Dass diese ganze Mesodermmasse wiederum ein Beispiel der auf unvollkommener Theilung beruhenden Unregelmäßigkeit von Somitbildung des Vorder- und Hinterkopfes abgiebt, braucht nicht erst

hervorgehoben zu werden: Wer ohne vorgefasste Meinung von der Richtigkeit und Durchführbarkeit der bisher geltenden Schemata die Erscheinungen der Mesodermbildung des Vorderkopfes auch der Squaliden ins Auge fasst, wird kaum irgend etwas Anderes davon bestätigt finden, als dass drei verschieden große Blasen auftreten, die ohne Weiteres als drei homodyname, auf je ein Somit zurückzuführende Gebilde angesehen wurden. Und diese drei Blasen sieht man auch in den späteren Stadien der *Acanthias*-Entwicklung, wird aber bemerken, dass die Größe der dritten, also der als III. Kopfhöhle geltenden, wesentlich geringer ist, als das Gebilde, welches auf Taf. 11 Fig. 12 u. 13 abgebildet worden: in der That entspricht die Blase nur dem vor dem Facialisganglion liegenden Abschnitt dieser Gesammtmasse, der Rest derselben löst sich zu Mesenchym auf (Taf. 12 Fig. 17).

i. *Galeus canis.*

Von *Galeus canis* besitze ich nur einige wenige Embryonen, darunter freilich seit vielen Jahren ein Stück, welches gleichzeitig mit denen conservirt ward, welche VAN WIJHE vorgelegen haben, als er in Neapel die Studien zu seiner bekannten Arbeit über die Metamerenbildung des Selachierkopfes machte. Ihm fielen damals zwei, mir ein Exemplar dieser drei gleichalterigen etwa 7 mm langen Embryonen zu. Seine Exemplare wurden sagittal geschnitten, auf Fig. 13 seiner 2. Tafel ist das eine abgebildet: mein Exemplar habe ich horizontal geschnitten und, obschon nach damaligen nicht sehr weit entwickelten Methoden behandelt, doch noch heute brauchbar befunden. Im vorigen Jahre erhielt ich noch weitere 5 Embryonen, einen von 8, einen von 9,5, zwei von 10 und einen von 13,5 mm Länge. Leider habe ich keine jüngeren Stadien zur Untersuchung gehabt, was um so mehr zu bedauern ist, als die vorliegenden in mehr als einer Beziehung die scheinbar einfachsten und gewiss für viele Beobachter desshalb primitivsten Verhältnisse der Mesodermgliederung aufweisen, die überhaupt bei Selachiern bisher zur Beobachtung gelangten. Dies bezieht sich auch ganz besonders auf die Occipitalsegmente, deren Größe und Regelmäßigkeit sogar die der bestausgebildeten bei *Pristiurus* übertrifft und gewiss niemals zu der Vermuthung Anlass gegeben haben würde, dass sie nicht als primitive Einheiten von Anfang an bestanden hätten. Hoffentlich gelingt es bald, jüngere Embryonen von *Galeus canis* zu beschaffen.

um das Zustandekommen dieser großen Occipitalsegmente genauer zu erforschen, zumal da, wie wir weiter unten sehen werden, der Vorderkopf gleichfalls die Auffassung unterstützen kann, als handele es sich um die allerursprünglichsten einfachsten Grundprocesse, denen die Gliederung des Mesoderms gefolgt sei, und nicht um eine nachträgliche Vereinfachung ursprünglich complicirterer Gestaltungen.

Dies vorausgeschickt, will ich beschreiben, was der in Sagittalschnitte zerlegte 8 mm lange Embryo VII 1 erkennen lässt.

Zunächst erscheinen die drei vorderen Kopfhöhlen in ihrer Längenausdehnung beinahe gleich groß, die Prämandibularhöhle etwas kleiner. Von innerer Gliederung durch Querwände ist nur bei der letzten, wie wir später sehen werden, die Rede — die Mandibularhöhle weist keine Spur davon auf, verhält sich vielmehr als einfache, einem hohlen Stiele, dem späteren Adductor, aufsitzende nicht sehr erweiterte Blase, deren Wandungen eine einfache, nur an der hinteren Seite doppelte Zellenlage bilden. Hinter der Mandibularhöhle, ihr dicht anliegend, aber ohne jeden Zusammenhang mit ihren Wandungen folgt die III. Kopfhöhle der Autoren, welche an der lateralen Außenwand die deutlichen Spuren einer Theilung in zwei ziemlich gleiche Abschnitte aufweist, welche Theilung indess weder auf der dorsalen oder ventralen noch auf der visceralen Seite sich wiederfindet. Nach hinten zu verengert sich die III. Kopfhöhle: sie scheint dort noch Stücke der folgenden, bereits rudimentär gewordenen IV. Kopfhöhle an sich gezogen zu haben, von der indess nur die viscerale und dorsale Partie in den Zusammenhang der III. Kopfhöhle aufgeht — und auch diese natürlich nur so lange, als die ganze Bildung dazu braucht, um als hintere Bestandtheile des Rectus externus vorübergehende Verwendung zu finden.

Bemerkenswerth aber ist, dass von einer Verbindung des vordersten Theiles der III. Kopfhöhle mit dem zum Adductor mandibulae werdenden Schlauch der Mandibularhöhle keine Spur besteht. Wahrscheinlich wird sich dieser Zusammenhang in den jüngeren und jüngsten, nicht zur Beobachtung gelangten Stadiennachweisen lassen; es ist aber charakteristisch für die rasche Beseitigung auch dieser primitiven Zusammenhänge, dass auf einem nur 8 mm großen Stadium und bei noch völlig intactem Zusammenhang des Haupttheiles der Mandibularhöhle mit ihrem Stiel dennoch keine Spur, auch nicht eine einfache Hervorragung an der hinteren Peripherie des oberen Theiles des Schlauches mehr von der ursprünglichen Zugehörigkeit

dieses hinteren Abschnittes der Seitenplatten zu der III. Kopfhöhle Zeugnis ablegt. Wer also diese Bilder etwaigen Speculationen zu Grunde legen wollte, würde gründlich fehl schließen, wenn er der III. Kopfhöhle überhaupt ihren Antheil an dem Mandibularschlauche ableugnen wollte. Der Antheil der Seitenplatten der Hyoidhöhle bleibt etwas länger in Zusammenhang mit dem hinteren Theile der III. Kopfhöhle, aber auch er gliedert sich rasch ab, und bei 9 mm langen Stadien ist dieselbe auch schon völliger Auflösung verfallen.

Bei Embryonen von 10 mm Länge ist die III. Kopfhöhle an Umfang so gewachsen, dass sie wesentlich größer ist, als die Mandibularhöhle resp. deren dorsaler Theil, auch beträchtlich größer als die Prämandibularhöhle. Aber nur ihre dorsale und viscerale Wandung zeigen noch den früheren epithelartigen Charakter, die ventrale und der hintere Theil der lateralen Wandung sind sehr dünn geworden, ihre Zellen sind weit aus einander gerückt und entsprechend platt. Leider habe ich keine älteren Stadien zur Verfügung, in der die Bildung der Muskelfasern des Rectus externus schon wirklich begonnen hätte: ich kann also nicht angeben, in welcher Weise die Umwandlung dieser großen Blase zu den verschwindenden Resten von Muskulatur sich vollzieht — auch nicht, wie sich die bereits kleiner werdende Mandibularhöhle an der Bildung des Rectus externus betheiligt.

Der hypobranchiale Zusammenhang der Mandibular- und Hyoidhöhlen mit einander und mit dem Pericard ist bei *Galeus canis* sehr gut zu sehen.

k. *Heptanchus cinereus.*

Wie ich schon in der 18. Studie bedauernd hervorgehoben habe, erlauben die in meinem Besitze befindlichen Embryonen von *Heptanchus* nicht, die anfänglichen Mesodermformationen zu studiren: die kleinsten Embryonen sind bereits 7—8 mm lang, lassen desshalb das Zustandekommen der vorderen Kopfhöhlen nicht beurtheilen. Immerhin bieten die Embryonen XXV 41 und 64, die von gleicher, oben genannter Größe sind, ersterer sagittal, letzterer quer geschnitten, interessante Aufschlüsse über die vorderen Kopfhöhlen, die mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen lassen, dass *Heptanchus* auch für die Formation des Vorderkopfes sich eng an die übrigen Squaliden anschließt und keinerlei Berührungspunkte mit *Torpedo* bietet.

Auf dem genannten Stadium erscheint die Mandibularhöhle als ein ziemlich großer Ballon, dessen hintere und äußere Wand durch das Ganglion Gasseri beträchtlich eingedrückt ist, so dass die Verbindung mit dem Schlauch des späteren Adductor ähnlich wie bei *Mustelus* und anderen Squaliden durch eine Einschnürung bezeichnet und darunter mit einem nach außen und hinten vorragenden Knie versehen ist — der oberen Grenze des Schlauches resp. der aus ihm hervorgehenden Spritzlochmuskulatur. Der Schlauch selber hat sich bereits so gedreht und verbreitert, dass die Sagittalschnitte ihn überhaupt nicht mehr in seiner ganzen caudal-frontalen Länge, sondern schräg, erst die Außenseite, nachher die an einander gepresste, fast lumenlose Mitte und dann die innere, dem Munde zu gelegene Haupthöhle und ihre Wandungen treffen. Ventral steht der Schlauch der Mandibularhöhle deutlich mit der vorderen Verlängerung des pericardialen Mesoderms resp. Cölomwandungen in Zusammenhang, so dass auch *Heptanchus* für die Einheit dieser Mesodermabschnitte anzuführen ist.

Die III. Kopfhöhle bietet bei *Heptanchus* interessante Eigenthümlichkeiten dar. Eine ballonartige Höhlung scheint sie nicht zu erlangen, vielmehr weist sie bis zu Stadien von 23 mm Länge eine große Zahl von unregelmäßigen Querbalken auf, welche ihr Lumen nach den verschiedensten Richtungen durchsetzen und es in kleinere Abtheilungen gliedern. Fasst man diese Gliederung auf Horizontalschnitten ins Auge, so treten zuerst drei Abtheilungen auf, deren dorsalst gelegene zugleich auch die vorderste, über dem Hinterrand der Mandibularhöhle gelegene ist. Die größte der drei Abtheilungen ist die mittlere, die hinterste die tiefst gelegene, zugleich aber auch die am meisten von Querbalken schon von Anfang an durchzogene. Von allen drei Abtheilungen nehmen sehr unregelmäßig geformte Seitenplattenabschnitte ihren Anfang: die der vorderen Abtheilung scheinen unmittelbar an die Wandung der Mandibularhöhle anzustoßen und dort in dieselbe überzugehen; dieser Übergang ist aber schon in solcher Weise vollzogen, dass das Zellmaterial der vorderen Seitenplatten der III. Kopfhöhle schon in die Wandung des Mandibularschlauches, speciell seiner äußeren seitlichen Theile, d. h. der Spritzlochmuskulatur, aufgegangen ist. Die hinteren Seitenplattenabschnitte begeben sich sämmtlich in den Hyoidbogen.

Von den hinter der III. Kopfhöhle bis zur Glossopharyngeuswurzel befindlichen Somiten ist keine geformte Spur mehr erhalten: ihr Zellmaterial ist bereits zu Mesenchym aufgelöst und liegt unter-

schiedslos unter der Ohrblase und der Facialisgangliongruppe da, auch seinerseits Zellmaterial in den Hyoidbogen oder nach hinten in den Glossopharyngeusbogen entsendend.

Die Umwandlung eines Theiles der Wandungszellen der III. Kopfhöhle zu Muskelfasern geht offenbar schon zu der Zeit vor sich, wo die Querbalken anfangen, eine stärkere Entwicklung zu nehmen und aus der III. Kopfhöhle eine Art von wabenartigem Gebilde herzustellen. Von der Größe von 10 mm ab ist dieser Process in fortdauernder Zunahme begriffen, und nur der mittlere dorsale Abschnitt der III. Kopfhöhle scheint davon frei zu bleiben.

Gleichzeitig nimmt man auch an der großen Blase der Mandibularhöhle, dicht unter der Einschnürung, welche die obere, zipfelmützenförmige Partie abschnürt, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht, eine Verdickung und Differenzirung der medialen Wandung wahr und erkennt unschwer aus der nach hinten zu sich vollziehenden Verbindung dieser Verdickung mit dem vordersten, fast zungenförmig auf die Wandung der Mandibularhöhle übergreifenden Ende der III. Kopfhöhle, dass es sich auch hier um autochthone Muskelfaserbildung der Mandibularhöhle zur Herstellung des M. rectus externus handelt. Bei *Heptanchus* liegt diese autochthone Muskelfaserbildung an einer dorsaler gelegenen Stelle der medialen Wandung als bei den anderen Selachiern (nur bei *Acanthias* verhält es sich ähnlich); man sieht diese Muskelfasern an der Hauptblase der Mandibularhöhle noch lange nach Abtrennung des Obliquus superior; auf Sagittalschnitten von Embryonen von etwa 18 mm Länge kann man zwischen der Höhle des Obliquus superior und den Wandungen der noch sehr umfangreichen Mandibularhöhle sowohl die nervöse Verbindungsbrücke zwischen G. Gasseri und G. ciliare, als auch darunter den dorsalen, der medialen Wandung entstammenden Zellstrang erkennen, der die Muskelfasern des Rectus externus bilden soll.

1. *Scymnus lichia.*

Mit *Heptanchus* am ähnlichsten verhalten sich die vorderen Kopfhöhlen bei *Scymnus lichia*. Leider steht mir nur ein Stadium zur Verfügung, dieses aber in einem halben Dutzend von Exemplaren, welche, in den drei Richtungen in Schnitte zerlegt, erkennen lassen, dass *Scymnus*, wären seine Embryonen häufiger, von allen Selachiern vielleicht die klarsten Bilder histo- und morphogenetischer Structuren liefern würde.

Von der Mandibularhöhle kann ich berichten, dass sie auf dem in Rede stehenden Stadium von 10,25 mm eine Blase mit beträchtlichem Hohlraum bildet, welche aber wie bei *Heptanchus* durch das Ganglion Gasseri von hinten und außen tief eingestülpt wird. Im Unterschiede gegen *Heptanchus* wird die Blase der Mandibularhöhle aber auch seitlich dorsal noch mal eingestülpt. Ob diese Einstülpung indess eine natürliche oder durch die Conservirung bewirkte sei, muss ich zweifelhaft lassen; indess zeigt sie sich in gleicher Weise auf beiden sagittal geschnittenen Exemplaren und auf beiden Seiten. Die knieförmige Vorragung des Mandibularschlauches, aus der der Spritzlochmuskel hervorgeht, geht medianwärts in den hinter dem G. Gasseri liegenden Theil der Mandibularhöhle über und stößt dort an den Vorderrand der III. Kopfhöhle, damit wiederum andeutend, dass dieser Theil des Mandibularschlauches aus dem Seitenplattenmaterial eben des vordersten Abschnittes der III. Kopfhöhle hervorgegangen sei.

Die III. Kopfhöhle selbst ist ähnlich wie bei *Heptanchus* durch eine Anzahl von Querbrücken und Ausstülpungen in ein complicirtes System von Hohlräumen gegliedert, deren jeder in gleichfalls unregelmäßiger Weise noch Seitenplattenausläufer erkennen lässt. Erinnert man sich der Bildungen homologer Theile bei *Torpedo*-Embryonen, so erscheint es nicht schwer, in den complicirten Gebilden von *Heptanchus* und *Scymnus* Mittelglieder zwischen den Bildungen von *Torpedo* und den ganz einfachen, kaum gegliederten Blasen von *Scyllium* und *Pristiurus* zu erblicken. Es würden dann die Querbrücken und die unregelmäßig gestalteten Hohlräume die letzten Spuren der ursprünglichen Somite darstellen, die wir bei *Torpedo* noch ziemlich deutlich nachweisen konnten.

Es bleibt mir noch übrig, hervorzuheben, dass auf dem vorliegenden Stadium der *Scymnus*-Entwicklung der Mandibularschlauch ventral nicht mit dem Hyoidschlauch und dieser auch nicht mit den Hohlräumen des hypobranchialen Cöloms communicirt. Es existiren zwar zellige Verbindungsstränge zwischen all diesen Bildungen, und sie deuten auf einstmals bestanden habenden Zusammenhang auch der Hohlräume, aber thatsächlich existirt auf dem hier beschriebenen Stadium bei keinem der sechs Exemplare mehr eine Spur dieser Hohlräume in den Verbindungssträngen des Mandibular- und des Hyoidschlauches zu einander und zu den vorderen Verlängerungen der Pericardialmembranen. So wenig Bedeutung ich diesen Verhältnissen und ihren wechselnden Zuständen beilege, so halte

ich es doch für richtig, diese Variabilität hier wiederum hervorzuheben.

m. *Raja batis.*

Raja ist bisher von keiner Seite für die Beantwortung von Fragen der Segmentation des Kopfes in Anspruch genommen worden, zu großem Nachtheile der bisherigen Auffassungen, schon wegen der näheren Beziehungen der Rajiden zu *Torpedo*. Dass aber die Unterschiede in der Bildung des Kopfmesoderms der Embryonen von *Raja* und *Torpedo* fast ebenso groß sein würden, wie die zwischen den Squaliden und *Torpedo*, ließ sich nicht voraussehen, verdient aber eine um so sorgfältigere und detaillirtere Darstellung.

Es ist nur der Wahrheit gemäß, wenn ich berichte, dass ich bei der ersten Untersuchung kleinerer Embryonen von *Raja asterias* den Eindruck gewann, ich hätte mit z. Th. verdorbenem Materiale zu thun: sah ich doch zwar eine deutliche, blasenförmige Prämandibularhöhle, aber keine Spur einer Mandibularhöhlenblase und eben so wenig eine Blase der III. Kopfhöhle! Da die Embryonen von *Raja asterias* — wahrscheinlich auch diejenigen anderer Rajiden — zudem sehr zerbrechlich sind und leicht verletzt werden, so glaubte ich längere Zeit hindurch unvollkommene Präparate vor mir zu haben: so sehr wichen die Bilder des Vorderkopfmesoderms von Allem ab, was die übrigen Selachier aufwiesen. Als aber auch die best erhaltenen Embryonen von *R. asterias* diese scheinbar aufgelösten Gebilde erkennen ließen, und andere Arten der Gattung *Raja* ihnen darin glichen, ward mir klar, dass es sich um regelmäßige und desshalb um so wichtigere Abweichungen vom herkömmlichen Schema der mehr oder weniger complicirten Blasenbildungen des Vorderkopfmesoderms handelte — Abweichungen, die noch weiter gingen, als die schon von *Torpedo* bekannt gewordenen.

Embryonen von *Raja batis* in der Länge von 2 mm (VI 233) unterscheiden sich von gleich weit entwickelten *Torpedo ocellata* dadurch, dass ihr vorderes Körperende nicht einfach abgerundet ist, vielmehr vorn, am äußersten Ende der geraden Medullarplatten etwas vorragt und dort im Bogen gegen den Dotter umbiegt (Taf. 6 Fig. 11 u. 12). Ähnlich ist natürlich auch das Entoderm gestaltet, dessen Zusammensetzung aus Zellen vor Überfüllung des Zellplasmas mit feinen Dottertröpfchen kaum zu unterscheiden ist. Auch das bereits abgetrennte Mesoderm weist noch große Mengen von Dottertröpfchen

auf, so dass es an den späteren Kopftheilen überhaupt schwer vom Entoderm unterschieden werden kann, während doch schon 14—16 Urwirbel, von den occipitalen angefangen, neben der Chorda, deutlich gegliedert, vorhanden sind.

Von diesem Stadium aufwärts finden wir aber das Vorderkopfmesoderm in ähnlicher Weise differenzirt, wie wir es bei den übrigen Selachiern kennen gelernt haben: an der medialen, der Chorda nächst gelegenen Partie sehen wir die Zellen sich gleichmäßig an einander ordnen, als wollten sie ein Epithel bilden, sehen ihre Kerne sich nach der medialen Seite der Zelle lagern, während die andere Seite der Zellen, schmäler werdend und mit klarem Protoplasma gefüllt, sich gegen eine bereits in Andeutungen vorhandene Höhlung richtet; schließlich sehen wir auch, dass sich der ganze Contur der medialen Seite des Mesoderms in kleine Bögen mit dazwischen liegenden Furchen gliedert. Wenn diese Furchen, statt oberflächlich zu bleiben, mehr in die Tiefe drängen, so würden sie das Mesoderm des Vorderkopfes in Urwirbel von gleicher Größe getrennt haben, wie wir es am Rumpfe geschehen sehen. Diese Andeutung von Urwirbelbildung am Vorderkopf erstreckt sich bis an diejenige Masse des Vorderkopfmesoderms, welche in späteren Stadien zur Prämandibularhöhle wird und von der dorsalen Partie des Vorderentoderms erzeugt wird, nicht aber von der abgerundeten Spitze des Entodermsackes.

Wenn die Medullarwülste dicht vor dem definitiven Zusammenschluss stehen, und auch die Kopfplatten so weit aufgebogen sind, dass nur noch die Ränder des späteren Mittel- und Vorderhirns aus einander klaffen (Embryo VI 236), so überragt die Bodenplatte des Medullarrohres die blinde Vorderdarmtasche beträchtlich, und so lange noch kein Anfang zur Hirnbeuge gemacht wird, bleibt es auch so (VI 58). Sobald aber das Medullarrohr sich vorn zur Hirnbeuge weiter entwickelt, zeigt sich die Prämandibularzellmasse zu einer kegelförmigen Gestalt entwickelt, die nicht nur auf der dorsalen Wandung des Entoderms sich aufbaut, sondern auch dem Vorderende des Entoderms wie eine solide Kappe aufsitzt und als solche sowohl einen dorsalen wie einen ventralen Contur besitzt, welch letzterer dem ventralen Ectoderm des Vorderkopfes dicht anliegt, während der dorsale Contur von dem Boden des Medullarrohres bedeckt wird. Die Ectodermwandung, welche von dem Neuroporus bis zur Dottermasse sich erstreckt, also das ventrale Ectoderm des embryonalen Vorderkopfes bildet, zeigt gerade an der Stelle, an welcher die Spitze

der Entodermkappe sich befindet, eine kleine Einbuchtung: diese Stelle ist es, an welcher später die Hypophyse gefunden wird. Die Chorda ist auf diesem Stadium schon bis an die Prämandibularmasse zu verfolgen, läuft mit ihrem ganzen Volum in dieselbe ein, hebt sich aber von ihr dorsal nicht ab, wie sie das bei dem Entoderm thut; die specifische Differenzirung ihrer Zellen ist aber noch nicht weiter vorgerückt, als bis etwa auf die Querebene der späteren Darmpforte. Weiteres hierüber in der Studie über die Prämandibularhöhle!

Die fernere Gestaltung derjenigen Partien des Vorderkopfmesoderms, aus denen die Mandibularhöhle hervorgehen soll, ist von derjenigen anderer Selachier, auch der Torpedines, abweichend. Während alle Squaliden die bekannten großen Blasen bilden, deren Hohlraum sich ventral in die Höhle der Seitenplatten des Mandibularbogens fortsetzt, und deren Wandungen epithelartige Anordnung des sie zusammensetzenden Zellmaterials aufweisen, ist bei *Raja* kaum eine Spur von Blasenbildung zu bemerken, die Zellmassen aber, welche sich an der Stelle dieser nicht zu Stande gekommenen Blasen finden, sind unregelmäßig, fast schwammartig angeordnet und mit einer Menge kleinerer, unter einander communicirender Hohlräume ausgestattet (Taf. 6 Fig. 1, 2, 4, 5, 7, 9); gegen die mediale Seite zu sieht man mehrere dieser Hohlräume zu etwas größeren Lacunen zusammenfließen. Nur die äußerste dorsale Schicht dieser Zellen weist eine Anordnung auf, in der man auch noch Spuren der urwirbelartigen Gruppirung der Kerne erkennt; indess ist auch sie sehr gelockert und hat offenbar auf der Neuralseite schon eine beträchtliche Proliferirung von losem Mesoderm resp. Mesenchym durchgemacht.

Bei dem Vergleich dieser Bildung mit derjenigen, die wir bei *Torpedo marmorata* und *ocellata* kennen gelernt haben, ergiebt sich der Unterschied, daß zwar bei *Torpedo* keine einheitliche Blasenbildung, wie bei den Squaliden, aber doch eine Anordnung von größeren, zusammenhängenden Hohlräumen zu erkennen ist, die wie eine Art von Canalbildung die dorsalen Räume der Mandibularhöhle mit der ventralen Höhle der Seitenplatten in Verbindung setzt. Freilich sind die Wandungen dieser Canäle auch nicht regelmäßig gebildet; sie communiciren vielmehr mit einander an verschiedenen Stellen, so dass es überhaupt schwer fällt, sie einigermaßen isolirt darzustellen — dennoch aber ist das Bild, das sie gewähren, wesentlich von den Zuständen bei *Raja* verschieden. *Torpedo ocellata* würde

sich noch eher als *T. marmorata* zu einem Vergleich eignen, da die Wandungszellen ihrer einzelnen Canäle loser an einander liegen, als bei *T. marmorata* — aber man müsste doch die Canäle als solche erst sich auflösen und ihre Wandungen schwammartig durchbrochen werden lassen, ehe die Verhältnisse von *Raja* sich herstellen ließen. Diese Lockerheit der Wandung macht sich auch an dem ventralen Theile der Seitenplatten geltend. Im Übrigen bestehen und vollziehen sich die Lagerungs- und Umlagerungsverhältnisse bei *Raja*-Embryonen gleichartig mit denen der anderen Selachier. Hirn- und Kopfbeuge bewirken, dass das Mesoderm, auch ohne zu einer einheitlichen Blase geformt zu sein, dieselbe Gesammtgestalt annimmt, dass also vor allen Dingen der ursprünglich horizontal verlaufende ventrale Rand dieser vordersten Mesodermpartien sich mehr und mehr vertikal aufrichtet. Die Kopfbeuge zeigt sich anfänglich als scheinbare Vertiefung resp. Einstülpung des Ectoderms, was aber auch bei *Raja* selbstverständlich nur die passive Folge der Beugung resp. Knickung des ursprünglich horizontal gerichteten vorderen Körperendes des ganzen Embryos ist; an ihrer tiefsten Stelle liegt die Prämandibularzellmasse dem Ectoderm an; ihr Zusammenhang mit der Mandibularzellmasse seitlich von der späteren oberen Ecke der Mundöffnung bleibt häufig erhalten — zum Unterschied von anderen Selachiern, bei denen die Seitenplatten der Mandibularhöhle nur ausnahmsweise mit dem unteren und hinteren Winkel der Prämandibularmasse in Zusammenhang gefunden werden.

Der Embryo IV 192 lässt diesen unmittelbaren Zusammenhang der vordersten Theile der Mandibularhöhle mit den Seitentheilen der Prämandibularhöhle ziemlich deutlich hervortreten. Dieser Embryo misst 3,5 mm, die Medullarwülste sind zum Rohre geschlossen, auch der vordere Neuroporus ist geschlossen, bildet aber mit dem Ectoderm noch eine zusammenhängende Masse. Die Hirnbeuge hat schon einen Winkel von fast 90° erreicht, die Kopfbeuge ist aber erst im Anfange und zeigt zwei Einknickungen: eine vordere am vordersten Ende der Prämandibularmasse, aus welcher später die Hypophyse hervorgeht, und eine hintere an dem Zusammenhange des Vorderdarmes mit dem Kegel der Prämandibularmasse, d. h. an der oberen Grenze des späteren Durchbruches der Mundöffnung. Die ganze Nasenpartie des Vorderhirns fängt an, sich gegen den Dotter umzubiegen — kurz, die typischen Anfänge der Kopfbeuge. In diesem Stadium geht die seitliche Zellmasse der Mandibularhöhle in die der Prämandibularmasse über ohne irgend eine Grenzbezeichnung, so

dass, wüsste man nicht den Werth dieser Bildungen und ihre weiteren Differenzirungen zu den verschiedenen Augenmuskeln voraus, man gar keine Scheidung wahrnehmen dürfte.

Der lockere, schwammartige Charakter der Zellmassen, aus denen Mandibular- und Prämandibularhöhle anfangs beide bestehen, ist schon sehr deutlich: bei der Mandibularhöhle bleibt er bestehen, bis daraus durch Differenzirung und Reduction die definitiven Muskelbildungen hervorgehen; bei der Prämandibularhöhle dagegen tritt, wie wir später sehen werden, eine Blasenbildung nach Art derjenigen der Squaliden ein; die Prämandibularblase von *Raja* ist sogar größer, als die irgend eines Squalidenembryos — vielleicht um die bei *Raja* nicht zu Stande kommende Blasenbildung der Mandibularhöhle zu ersetzen.

Bei dem 4 mm langen Embryo VI 201 ist der Zusammenhang der beiden vorderen Kopfhöhlen noch ausgeprägter, als bei dem vorangehenden — vielleicht ist der Größenunterschied auch nur ein zufälliger und bedeutet keinen Fortschritt der Differenzirung, zumal da auch die Hirn- und Kopfbeuge um nichts weiter gediehen sind. In der That aber erscheint bei diesem Embryo die Prämandibularzellmasse nur als ein vorderer Anhang an der Mandibularmasse.

Ganz ähnlich verhält es sich mit Embryo IV 207, der gleichfalls mit 4 mm Länge in meiner Sammlung notirt ist: er ist jedenfalls weiter entwickelt als der vorige, da die Anfänge der Ganglienleiste über Mittel- und Zwischenhirn sehr deutlich wahrzunehmen sind, wovon bei dem vorigen noch keine Spur zu erkennen war. Ebenso unterscheidet er sich durch eine Zunahme der Kopfbeuge, denn hinter der Prämandibularzellmasse ist die Einknickung des ventralen Ectoderms etwas stärker, und eine Vorwölbung der später als Mundspalte durchbrechenden Partie ist wahrnehmbar als erste Andeutung der zunehmenden Aufrichtung dieser ursprünglich horizontal gerichteten ventralen Ectodermwandung. Die Textur der Mandibularhöhlenzellmasse bleibt schwammartig und geht als solche unmittelbar in die Seitentheile der Prämandibularmasse über.

Der nächst fortgeschrittene Embryo IV 215 zeigt eine etwas weiter herabgerückte Ganglienleistenentwicklung, aber noch hat keine Mesectodermzelle die seitlichen Grenzen des Medullarrohres überschritten, so dass das Mesoderm noch ganz frei von Beimischung dieser Elemente ist. Ein Unterschied in der Erscheinung der Mandibular- und der Prämandibularzellmassen beginnt jetzt sich geltend zu machen: erstere bleibt locker und schwammartig, die Zellen der

letzteren dagegen verdichten sich; dies lässt auf die Vorbereitung zur Blasenbildung schließen. Noch stärker tritt das bei dem Embryo IV 187 hervor, wo auch die Mesectodermbildung bis dicht an die Zellen der Mandibularmasse hinabgerückt ist. In Hirn- und Kopfbeuge sind Veränderungen kaum wahrzunehmen. Stärker dagegen ist die Kopfbeuge bei Embryo VI 188 geworden, wo nur das Stück gerade ventral von der Prämandibularzellmasse, also zwischen dem Hypophysenwinkel und dem späteren obersten Ende der Mundspalte, noch in der alten horizontalen Lage verharrt: das davor gelegene Nasengebiet ist hinabgebogen, dahinter die Wandung der späteren Mundspalte aber vorgewölbt und leicht aufgerichtet. Will man diese Unterschiede in der Textur des Gewebes der Mandibular- und der Prämandibularzellmassen in diesem frühen Stadium am genauesten feststellen, so dienen dazu Horizontalschnitte besser als sagittale.

Die folgenden Embryonen haben eine Länge von etwa 5 mm, mal etwas mehr, mal etwas weniger, und können nebenbei dazu dienen, eine wichtige Frage lösen zu helfen, welche durch die Feststellungen der vorigen Studie über die Bedeutung der Kopfganglienleiste zu einer brennenden geworden ist: welchen Antheil das Mesectoderm an der Production desjenigen Bindegewebes hat, das die Basis cranii und überhaupt die das Gehirn umgebenden Structuren bildet.

Die sämmtlichen bisher beschriebenen *Raja*-Embryonen ließen erkennen, dass an den Seiten der Hirnabtheilungen nur Ganglienleistenelemente sich befanden, die bei ihrer seitlichen Abwärtsbewegung bis an die dorsale Grenze der eigentlichen Mesodermbildungen, also der Somiten- und Seitenplatten des Vorderkopfes, aber auf keine anderen, sei es zusammenhängenden, sei es isolirten Zellelemente stoßen. Wenn schließlich eine Berührung beider aus verschiedenen Quellen herstammenden Zellgruppen zu Stande kommt, so scheint es anfänglich, als ob eine Stauung der Mesectodermelemente stattfinde und eine dichtere Masse sich bilde, in welche fortgesetzt von oben nachdrängende Zellen oder in ihr selbst stattfindende Zellvermehrung eine Art von Wall schüfen, der sich sowohl nach innen, wie besonders auch nach außen von der oberen Grenze der Mandibularhöhle auszubreiten sucht. Diesem sich stauenden Wall gegenüber bemerkt man eine entgegengesetzte Bewegung in den Randzellen der Mesodermmassen: ihre äußersten Zellen verlängern und isoliren sich und treiben Ausläufer gerade gegen den andrängenden Wall

der Mesectodermzellen; schließlich löst sich allmählich aus dem bisher ziemlich compacten Bestande der Mandibularzellmassen eine Zelle nach der anderen ab und wandert von der Innenseite um den Wall der Mesectodermmasse herum gegen die Hirnabtheilungen zu und in verstärktem Maße in den Hohlraum, den die Hirnbeuge geschaffen hat, um hier die Zellmassen der Basis cranii zu bilden. Das gesammte Bindegewebe, welches zwischen Medullarrohr und den Mesectodermplatten sich findet, nimmt um diese Periode der Entwicklung seinen Anfang und entstammt ausschließlich dem eigentlichen Mesoderm der Somiten resp. der vorderen Kopfhöhlen, ist somit sklerotomogen.

Untersucht man diese Verhältnisse auf Horizontalschnitten, so sieht man sofort, dass keine Mischung beider Zellsorten vor sich geht, dass vielmehr die allmählich immer weiter fortschreitende und dichter werdende Umhüllung des ganzen Gehirns durch Zellabkömmlinge der Kopfhöhlen in derselben Weise geschieht, wie die Bildung der bindegewebigen Umhüllung des Rückenmarkes an den Somiten des Rumpfes. So wenig diese Feststellung als solche neu ist, so wichtig ist es doch, an so vorzüglichen Objekten, wie die Selachier und besonders *Raja* es sind, einige Sicherheit über die Frage zu gewinnen, ob sich Mesectodermelemente an dem Aufbau der Umhüllungsmembranen oder an der Bildung der knorpligen Grundlagen des Schädels betheiligen. Die Bedeutung dieser Feststellung wird um so größer werden, je näher die Aufgabe rückt, eine phylogenetisch ausreichende Erklärung zu finden für die merkwürdige Thatsache, dass die sog. bindegewebigen Bestandtheile der Visceralbogen, also des ventralsten Theiles des Kopfes, ihren Mutterboden an den dorsalst gelegenen Theilen des Medullarrohrs resp. des gesammten Kopfes haben. Ich will mich an dieser Stelle nicht darauf einlassen, das, was mir als Erklärung vorschwebt, in Worte zu fassen. Dazu wird im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen eine bessere Gelegenheit sich ergeben; aber die Betonung des Umstandes, dass, so weit meine Beobachtungen der Selachier-Entwicklung gehen, die Mesectodermelemente sich nicht an der inneren oder äußeren, häutigen oder knorpligen Umhüllung des Gehirns betheiligen, schien mir im Hinblick auf Äußerungen anderer Forscher[1] schon an dieser Stelle nützlich und geboten.

[1] In seiner »Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*« (Bull. Soc. Natural. Moscou Tome 15 1902 pag. 498) sagt Koltzoff: ». . . von weiteren Organen, an deren Entwicklung beim Neunauge die Betheiligung des Mesectoderms mir wahrscheinlich scheint, werde ich die Hirnhüllen und die

Bei den Embryonen, welche 5 mm oder etwas mehr Länge haben, macht sich schon eine stärkere Kopfbeuge bemerkbar. Anscheinend ist es eine größere Vertiefung dessen, was man bisher wohl die »Bildung der Mundbucht« genannt hat. Dass es sich indessen um keine »Mundbucht« und desshalb auch um keine »Vertiefung« hier handelt, wird wohl jedem halbwegs aufmerksamen Leser dieser Arbeit klar geworden sein; es handelt sich vielmehr, bei gleichzeitiger Vergrößerung der gesammten, den Vorderkopf bildenden Elemente und Organe, um eine fortgesetzte Beugung derselben nach der ursprünglich ventralen, dem Dottersack anliegenden Seite. Dieser Process, der mit dem Terminus technicus Kopfbeuge sehr gut bezeichnet ist, hat ebenso seine Motive, wie er auch seine Folgen hat; beide genau zu ermitteln und in ihre Componenten aufzulösen, ist eine der wichtigsten Aufgaben der Gesammtanalyse des »Kopfproblems«. Dass diese Processe den Schein einer »Vertiefung der Mundbucht« hervorrufen, ist richtig — prüft man aber die einzelnen Vorgänge gesondert, so sieht man, dass es sich eben nur um die größere Annäherung der beiden Schenkel der den Hypophysenwinkel der »Mundbucht« bildenden und ursprünglich horizontal gestreckten ventralen Wandung des Kopfes handelt. Und ventral in ihrer ursprünglichen Natur bleiben diese Theile der späteren Gesammtmundhöhle auch dann, wenn der eine Schenkel, nachdem er sich fast vertikal aufgerichtet hat, als wirkliche Mundspalte mit der ihr anliegenden Entodermwandung verschmilzt und in der Mitte durchreißt, der andere Schenkel aber als Gaumendach mit der Hypophyse und all ihren zugehörigen Bildungen in das Innere derselben geräth und von der späteren Oberlippe überragt wird. Dorsal, d. h. ursprünglich dorsal, ist erst jener Theil der Kopfwandung, welcher, vom vorderen Neuroporus anfangend, auf der Nahtlinie der Medullarwülste nach hinten verläuft und die Hirnhöhlen etc. überdeckt. Das Festhalten dieser topographischen Fundamentalpunkte darf man bei den weiteren Umwandlungen dieser ganzen Gegend keinen Augenblick außer Acht lassen.

Mit der »Vertiefungsbewegung« Hand in Hand geht auch die allmähliche Lageveränderung des Seitenplattenabschnittes der Mandibularhöhle; diesen Process habe ich bereits von den *Torpedo*-Embryonen genau beschrieben, möchte aber noch einmal darauf hin-

Membrana limitans des äußeren Ectoderms und auch überhaupt das lockere Bindegewebe notiren.«

weisen, dass die Aufrichtung dieses mandibularen Muskelschlauches nicht darüber täuschen darf, dass er ursprünglich von der Strecke an, wo er mit dem Hyoidschlauch zusammenhängt, bis zu dem Punkte, wo er mit der unteren, hinteren Ecke der Prämandibularzellmasse sich berührt, ventral ist und nicht als homodynam den Muskelschläuchen der übrigen Visceralbögen angesehen werden darf. Seine spätere vordere Wandung ist ursprünglich die ventralste Partie des Vorderkopfcöloms und richtet sich aus seiner ursprünglich horizontalen Lage nur zufolge der mit der Kopfbeuge in Zusammenhang stehenden Knickung und Aufrichtung der ventralen Gesammtwandung gleichfalls auf. Sein Zusammenhang mit dem Somitentheil der Mandibularhöhle ward gleichfalls durch die Darstellung bei beiden *Torpedo*-Arten in das richtige Licht gerückt; die Unterschiede, die sich bei *Raja* finden, beruhen auf denselben Eigenthümlichkeiten, die auch die Gesammtformation der Mandibularhöhle bietet: ihrer schwammigen Textur, welche die Bildung gesonderter Canäle oder eines einzigen Hohlraums verhindert.

Bei etwas weiter entwickelten Embryonen (VI 202) erkennt man übrigens den Ansatz zu einer etwas größeren Höhlenbildung auch innerhalb des schwammigen Gewebes der Mandibularhöhle, und zwar sind es gerade diejenigen Abschnitte, aus deren äußerer Wandung die Materialien für die Bildung des Obliquus superior genommen werden, welche sich zur Bildung dieser Höhle vereinigen. Dieselbe setzt sich aber nur selten in den Schlauch der zugehörigen Seitenplatten fort, wie es bei den Torpedinen und noch mehr bei den Squaliden geschieht; auch in dieser Hinsicht bildet *Raja* eine Ausnahme.

Um so wichtiger aber ist es, nochmals hervorzuheben, dass der Schlauch der Mandibularhöhle bei einer ganzen Anzahl von Embryonen von *Raja* mit der Prämandibularhöhle in directer Verbindung steht. Embryo IV 240 von 8 mm Länge lässt diese Communication der Prämandibularhöhle mit dem feinen Lumen des Mandibularschlauches auf das deutlichste erkennen: die Wandungen der einen stehen in ununterbrochenem Zusammenhang mit denen der anderen. Der Zusammenhang findet indess nicht mit dem mittleren Theil der Prämandibularhöhle, sondern mit der großen seitlichen Blase statt. Dass es keine regelmäßige Erscheinung ist, steht außer Frage — auch bei dem vorliegenden Embryo existirt er nur auf der einen Seite; es findet auf der anderen Seite zwar eine Berührung der Wandungen, aber kein Durchbruch der beiden Lumina statt. Derselbe Zusammen-

hang zeigt sich bei dem Embryo VI 321, nur ist der Communicationsweg ein recht schmaler und ebenfalls nur einseitig; auf der anderen Seite verstreicht das Lumen des Mandibularschlauches an der Stelle, wo die Zellen mit denen der Prämandibularhöhle in Contact treten. Dagegen zeigt Embryo VI 319 von 8,5 mm Länge nach beiden Seiten die deutlichste Communication der Prämandibularhöhlen mit dem Schlauche der Mandibularhöhlen, und das Gleiche findet sich bei dem 8 mm langen Embryo VI 317, und am allerdeutlichsten, wenn auch wiederum nur einseitig, bei dem Embryo VI 363. Man hat also wohl ein Recht, in diesen Beziehungen ein Geschehen zu erblicken, das *Raja* zum Unterschied von anderen — aber nicht allen! — Selachiern uns aufbewahrt hat, und das vielleicht von einiger Tragweite für das morphologisch-phylogenetische Verständnis der behandelten Bildungen ist.

n. *Raja radiata.*

Durch die Güte des Dr. Beard bin ich in den Besitz von neun Exemplaren gut conservirter Embryonen von *R. radiata* gekommen, in der Länge von 2—8 mm.

Da über Natur und Beschaffenheit der Embryonen dieser Rochenart bisher nichts bekannt ist, so benutze ich die Gelegenheit dieser Publication über die Mandibularhöhle dazu, auch einige Angaben über die Beschaffenheit des Mesoderms der Occipitalgegend zu machen.

Der Embryo VII 508 von 2—3 mm (ein genaues Maß war unmöglich, da das hintere Körperende beschädigt war) zeigt im Bereich der Occipitalsomite beträchtliche Größenunterschiede, so zwar, dass zwischen zwei größeren Urwirbeln ein kleiner steckt, welcher nur halb so groß ist, als der auf ihn folgende und nur $^2/_3$ der Länge seines Vormannes besitzt. Prüft man den doppelt so großen Nachfolger, so erkennt man an ihm deutliche Spuren unvollkommener Theilung oder, wenn man will, Verschmelzung aus zwei kleineren Somiten. Ebenso ist der Vormann nur auf seiner äußeren Hälfte größer, als das mittlere Somit: proximalwärts gleichen sich beide aus. Welche Somite man hier vor sich hat, ist leider nicht leicht festzustellen, da noch keine Spur topographisch sicherer Anhaltspunkte vorhanden ist, weder die Vagusplatte, noch die Vorniere. Vor dem vordersten der eben erwähnten drei Somite setzt sich das Mesoderm in gleichmäßig geschwungenem Bogen nach vorn fort,

ununterbrochen, bis in die vorderste Spitze, nicht nur der Mandibularhöhle, sondern auch der Prämandibularhöhle. Und bis in diese äußerste Spitze hinein sind deutliche Spuren einer gleichmäßig fortschreitenden Somitbildung zu erkennen. Es ist natürlich, dass diese vorderen Somite nicht ebenso deutlich von einander getrennt oder auch nur durch die Gruppirung ihrer Zellen und Kerne oder durch gesonderte Urwirbelhöhlen ausgezeichnet sind, wie die Occipital- oder Rumpfurwirbel — aber wer das beiderseitige Kopfmesoderm dieses Embryos Schnitt für Schnitt prüft, wird bis in die Mandibularhöhle hinein deutliche Spuren der Metamerisirung erkennen, die sogar in gewissen Zellgruppirungen auch noch an den Seitentheilen der Prämandibularzellmasse in die Erscheinung treten.

Bei dem Embryo VII 506, der ebenso groß wie der vorige ist, zeigt sich schon eine stärkere Auflösung in den Componenten der einzelnen somitartigen Bezirke des Kopfmesoderms, und wer nur diesen Embryo gesehen hätte, würde von der Deutlichkeit der metamerischen Structur des Vorderkopfmesoderms, die der vorige aufweist, sich keinen Begriff machen können. Ob das auf individuelle Ursachen zurückzuführen, oder auf vorgerücktere Entwicklung zu schieben sei, lasse ich um so mehr dahingestellt, als der etwas größere Embryo VII 507 wieder deutlichere Reste von Somitbildung im Vorderkopf nachweist.

An diesem dritten Embryo, welcher bereits 4 mm Länge erreicht hat und eine deutliche Kopfbeuge besitzt, sind die Verhältnisse der Occipitalsomite bemerkenswerth durch die deutlichen Anzeichen der vorhandenen Verschmelzungen. Auch hier sind Abbildungen wirksamer als Beschreibung, wesshalb ich auf Taf. 7 Fig. 1—9 die wesentlichsten Schnitte wiedergebe. Sie beweisen, dass die vermeintliche Doctrin vom allmählichen Größerwerden der Kopfsomite bis zur Mandibularhöhle inclusive für *Raja*-Embryonen ebenso wenig stichhaltig ist, wie für *Torpedo*, und lassen unschwer erkennen, dass die Größe der Somite bis in die Mandibularhöhle hinein überall ziemlich die gleiche bleibt, dass aber ein Vorkommen anscheinend größerer Somite als wohl auf Verschmelzung beruhend angenommen werden darf.

In diesem Betracht ist es lehrreich und wichtig, die Gestaltung des prootischen Mesoderms und besonders der Mandibularhöhle ins Auge zu fassen. Letztere ist ähnlich wie bei *Raja batis* aus einem zusammenhängenden, schwammartigen Gewebe aufgebaut, das in gleicher Consistenz auch den Seitenplattenabschnitt bildet.

Am gebogenen dorso-frontalen Rande sieht man vier deutliche, durch niedrige Einschnitte von einander geschiedene kleinere Bögen, welche ungefähr die Ausdehnung der Rumpfsomite haben. Unter diesen kleineren Bögen finden sich auch kleinere Hohlräume, welche in diesem Stadium nicht mit einander verschmelzen und nur nach der parietalen Seite mit kleineren Hohlräumen, die zu den Seitenplatten führen, in gelegentlichem Zusammenhange zu stehen scheinen. Bemerkenswerth ist die Partie des Mesoderms, welche sich caudalwärts an die Mandibularhöhle anschließt und über dem Spritzlochsack liegt, also der III. Kopfhöhle der Autoren entspricht. Sie besteht aus zwei größeren, durch eine kleine Vertiefung der dorsalen Wandung von einander geschiedenen, somitartigen Abschnitten, welche in ihrer Größe den oben erwähnten Occipitalsomiten gleichen. Auch sie weisen innere, in die Länge gezogene Höhlungen auf, welche sogar auf den mehr proximal gelegenen Schnitten zusammenfließen. Hinter diesen beiden größeren somitartigen Mesodermabschnitten der III. Kopfhöhle folgen zwei kleinere, deren hinterer bis an den Hinterrand der vorderen Wand des Hyoidsackes reicht und dort wiederum an ein größeres Somit grenzt, das aber doch nicht so groß, wie die beiden über dem Spritzlochsack befindlichen ist. Ich glaube daraus schließen zu dürfen, dass die letzteren componirt seien und je einem doppelten Urwirbel entsprechen, was im Hinblick auf die bei *Raja batis* und noch mehr bei *Torpedo* beobachteten Verhältnisse nichts Auffallendes haben dürfte.

Vergleicht man mit diesen Befunden, was der schon oben behandelte Embryo VII 508 zeigt, so stimmen beide Embryonen annähernd überein, nur lässt sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen, wie viele somitartige Abschnitte über dem Spritzlochsack bei 508 liegen, da derselbe noch nicht so bestimmt vom Entoderm abgegliedert ist, wie bei Embryo 507. Um so größer ist aber die Ähnlichkeit dieser Mesodermabschnitte mit denen der Mandibularhöhle, deren größere Ausdehnung und ununterbrochener Übergang in die Prämandibularzellmasse darauf schließen lässt, dass eine Vielheit verbundener Somite in ihr enthalten ist.

Bei dem Embryo 506 ist dagegen eine unregelmäßigere Bildung der dorso-frontalen Wandung des Vorderkopfmesoderms zu sehen; besonders tritt eine einzige längere Höhlung unter der Wandung der Mandibularhöhle hervor. Ob diese Höhlenbildung im Zusammenhang damit steht, dass auch die Occipitalsomite bereits eine ausnahmsweise ausgedehnte Höhlung aufweisen, vermag ich nicht zu sagen.

Thatsache aber ist, dass auch in diesen metaotischen Somiten eine Tendenz zur Blasenbildung bemerkbar wird, die wir an einem anderen Embryo noch stärker accentuirt treffen.

Bei dem Embryo VIII 509 von etwas über 4 mm finden wir wiederum die Mandibularhöhle in der allerklarsten Weise an ihrem dorso-frontalen Contur mit vier hinter einander folgenden, kleineren Bögen ausgestattet, denen ebenso viele, von einander getrennte Hohlräume entsprechen, die sich zum Theil in weitere Hohlräume gegen den mit schwammartigem Gewebe gefüllten Seitenplattentheil fortsetzen und dabei eine Andeutung der bei *Torpedo* beobachteten Halbcanäle erkennen lassen. In diese vier somitartigen Abschnitte sind aber nicht eingerechnet die äußersten, vordersten Bezirke der Gesammtmandibularhöhle, aus der nachher der Obliquus superior hervorgeht. Diejenigen Abschnitte, welche über dem Spritzlochsack liegen, lassen keine genaue Analyse ihrer Zusammensetzung mehr zu: eine bereits beträchtlich vorgeschrittene Auflösung der ursprünglichen Composition des gesammten Mesoderms erschwert die Rückführung auf somitartigen Ursprung. An dem metaotischen Theil erscheinen wiederum einige deutliche Verschmelzungen und zugleich die Bildung größerer Hohlräume.

Embryo VII 505, von 6 mm Länge, zeigt bereits beträchtliche Fortschritte. Der äußerste Theil der Mandibularhöhle, aus welchem der Obliquus superior sich hervorbilden soll, ist im Begriff, sich als gesonderte Blase zu constituiren, an der aber zwei gleich große Hohlräume bestehen, so dass auch hier Grund zur Vermuthung besteht, der Obliquus superior entspreche den seitlichen Theilen zweier Somite. Außerdem sieht man mehrere kleinere Blasen an der dorsalen Circumferenz eines größeren Gesammthohlraumes, welcher in den Seitenplattenschlauch übergeht, der seinerseits, wie bei *Torpedo*, deutlich in zwei Y-artige Äste gespalten ist. Der vordere Ast führt in den eben erwähnten größeren Hohlraum, der hintere in die unregelmäßige Zellmasse, welche die Verbindung mit den hinteren Abschnitten der Mandibularhöhle und den vorderen Theilen der über dem Spritzlochsack lagernden Zellmasse bildet, welche der III. Kopfhöhle entspricht. Diese Zellmasse lässt nur sehr undeutlich irgend welche Spuren einer Gliederung erkennen, wohl aber zeigt sie einen deutlichen Hohlraum, der sie von vorn bis hinten durchzieht und, wäre er größer, an die Blasenbildungen der Squaliden erinnern könnte. An diesem Embryo ist wiederum bemerkenswerth, dass die Occipitalsomite zu blasenförmigen Körpern geworden sind, wodurch jede

weitere Untersuchung, ob sie verschmolzen oder unvollkommen getheilt seien, wegfällt; die ballonförmige Gestalt macht solche Untersuchung unmöglich.

An einem in Querschnitte zerlegten Embryo von gleichfalls 6 mm Länge (VII 511) erkennt man wiederum die Blasenbildung an den Occipitalsomiten, zugleich aber auch die sehr deutliche Ausbildung einer Reihe kleinerer Blasen an dem äußeren oberen Rande der Mandibularhöhle. Die vorderen Blasen gehören der Prämandibularhöhle an, die folgenden zwei bilden die Durchschnitte des hier getheilten Seitenplattenabschnittes, die hinteren Blasen sind wohl auf die Reste der ursprünglichen Somite der Mandibularhöhle zu beziehen, welche den Übergang zu den Elementen der III. Kopfhöhle bilden.

Bei Embryo VII 503, von 7 mm Länge, finden sich die Occipitalsomite zu sehr beträchtlichen Blasen umgestaltet; ihre Wandung ist mehrfach so gedehnt, dass die sie bildenden Zellen fast so weit aus einander gerückt sind, wie die umgebenden Mesenchymzellen. Die Schnitte sind in Folge dessen auch mehrfach zerrissen, weil die Hohlräume zu zahlreich und nahe an einander liegen. An anderer Stelle wird auf diese Phänomene zurückgegriffen werden. An der Mandibularhöhle macht sich ein weiteres Auflockern der schon bisher ziemlich losen Textur des Mesoderms geltend: nur die ventralen Theile, also der eigentliche Muskelschlauch, aus dem die Kaumuskulatur hervorgehen soll, behält consistente Structur. Die Elemente der III. Kopfhöhle zeigen zwar schon einige Ansätze zur Faserbildung, daneben aber ist auch Unregelmäßigkeit in der Lagerung der sie bildenden Zellen zu erkennen.

Der letzte Embryo, den ich benutzen konnte, VII 501, misst 8 mm. Die zum Obliquus superior sich umgestaltende äußerste Partie der Mandibularhöhle schiebt sich schon sehr deutlich nach außen und oben über die Ganglienleistencommissur, welche das G. Gasseri mit dem G. ciliare verbindet, unter dieser Commissur aber geht ihr Lumen verschmälert in den vordersten Hohlraum der Mandibularhöhle selbst über — wahrscheinlich würden sich beide bei einem etwas vorgeschritteneren Embryo definitiv von einander getrennt haben. Die Mandibularhöhle zeigt Auflösung der lockeren bisherigen Bildungen, so dass man auf den ersten Blick überhaupt keine eigentliche Mandibularhöhle gewahr wird — alles stellt sich in Gestalt lockeren Mesenchyms dar. Die III. Kopfhöhle hat die Gestalt einer längeren Blase, an der noch die Composition

aus zwei gleich großen Theilen zu erkennen ist. Die Occipitalsomite zeigen geringere Blasenbildung, als bei dem vorher beschriebenen Embryo.

o. *Raja asterias.*

Von allen Selachiern, die mir bisher in die Hände gefallen sind, sind die von *Raja asterias* die schwierigst zu conservirenden wegen der außerordentlichen Zartheit ihrer Gewebe. Kaum eine Schnittserie ist intact: viele Schnitte sind so zerrissen, dass nur Bruchstücke brauchbar geblieben sind.

Immerhin reicht das Material, welches ich besitze, aus, um einige nicht unwichtige, die vorhergehenden Darstellungen über die Beschaffenheit der Mandibularhöhle und anderer Abschnitte des Kopfmesoderms vervollständigende Angaben zu machen.

Der jüngste Embryo (XXIV 355) misst 2,5 mm. Seine Medullarwülste sind noch durchaus flach und offen. Keine Spur von Rohrbildung ist wahrzunehmen. Die Chorda aber ist bereits durch die ganze Länge des Körpers frei vom Entoderm abgelöst, nur am Vorderdarm steckt sie noch in der dorsalen Wandung drin, welche ähnlich wie bei den anderen Rochen-Embryonen in eine sehr breite, die Grundlage der Prämandibularhöhle bildende Zellmasse ausläuft. Von der Somitbildung ist sehr wenig wahrzunehmen; eigentlich ist noch kein einziger Urwirbel zu erkennen — falls diese fast amorphe Gestalt des Mesoderms nicht auf Rechnung der Conservirung kommt, von der ich nicht ganz sicher bin, dass sie durch Sublimat geschehen sei. Jede andere, selbst die von Rabl so sehr empfohlene Platinchloridlösung hat zur Folge eine Quellung der Zellen, welche die feinen Conturen beginnender oder aufhörender Somitbildung zur Unkenntlichkeit verwischt.

Zwei ziemlich gleich große Embryonen (XXIV 365 und 366) von 3 mm Länge lassen bereits die specifischen Eigenschaften der Rochen-Embryonen erkennen. Das Kopfmesoderm ist zu schwammartiger Textur entwickelt. Was aber *R. asterias* gegenüber den beiden anderen *Raja*-Arten charakterisirt, ist eine sehr frühzeitig einsetzende Auflösung der Somitenmasse auch in der vorderen Occipitalregion, so dass man deutlich abgegrenzte Urwirbel eigentlich erst von Urwirbel *u* oder *v* an erkennen kann. Dabei sind die muskelbildenden Zellen schon im Begriff, Fasern zu bilden, aber diese hängen so mit einander zusammen, dass es schwer ist, in ihnen die einzelnen

Myotomgrenzen festzustellen. Die lateralen Partien dieser vorderen Occipitalsomite erscheinen aber in ähnlicher Auflösung oder Unordnung ihrer Zellen, wie die der Mandibularhöhle — wodurch ein weiterer Anhaltspunkt gegeben ist, die Mandibularhöhle gleichfalls als aus bereits völlig verwischten Somiten zu Stande gekommen anzusehen. Auch bei *R. asterias* wird diese Anschauung unterstützt durch das Auftreten kleinerer bogenförmiger Abschnitte am oberen und vorderen Rande der schon durch die Hirnbeuge gerundeten Mandibularzellmasse. In diesem Stadium ist kaum eine Spur eines größeren Hohlraumes in der Zellmasse der Mandibularhöhle zu sehen, nicht einmal in dem Seitenplattenabschnitte auf der ventralen Entodermseite. Auch der Mesodermabschnitt dorsal von dem späteren Spritzlochsack ist noch ohne Hohlraum und besteht aus ähnlichen, aber sehr flach zusammengedrückten Zelllamellen, die keine deutlichen Abschnitte wahrnehmen lassen, was um so weniger Wunder nehmen kann, als wir ja schon sahen, dass auch die Occipitalsomite keine halbwegs deutliche Gliederung mehr bewahrt hatten.

Erst bei dem 7 mm messenden Embryo XXIV 353 tritt eine Anzahl kleinerer, durch die ganze Ausdehnung der Mandibularzellmasse vertheilter Hohlräume auf, so dass ein Bild entsteht, welches durchaus denen von *R. batis* gleicht. Auch sind derweil die Zellen der Seitenplatten zu Schläuchen geordnet, und man erkennt die bekannte Y-Gestalt der *Torpedo*-Embryonen, freilich nicht in so gegliederter Ausführung. Wer aber an Bilder der Mandibularhöhle gewöhnt ist, wie *Pristiurus*, *Mustelus*, *Acanthias* und andere Squaliden sie darbieten, der wird in die größte Verlegenheit gerathen, in dem Bilde, das *R. asterias* gewährt, überhaupt eine Mandibularhöhle erkennen zu sollen; in der That sind all die Zellen, durch deren spätere Umwandlung sowohl der Rectus externus als auch der Obliquus superior gebildet werden, als zerstreute Elemente mitten in den übrigen Mesenchymzellen gelagert, und nur allmählich gelingt es dem vorbereiteten Auge, sie in dieser Umgebung ausfindig zu machen. Auch die III. Kopfhöhle wird nur durch wenige, in dünnem Zusammenhange horizontal gelagerte Zellen dargestellt, die eine Andeutung von drei kleineren Gruppen gewähren und sich natürlich der Diaspora der Mandibularzellen anschließen. Die kleineren Hohlräume der letzteren verbinden sich hier und da, um in einen ebenfalls nur schmalen Hohlraum des Mandibularschlauches einzumünden und so ein Bild darzustellen, das an die Structur von *Torpedo* erinnert, aber durch die größte Lückenhaftigkeit und Reducirtheit aller

Theile sich davon unterscheidet. Erwähnen möchte ich schon hier, dass auch die Prämandibularhöhle an dem schwammartigen Bau Theil nimmt, aber bereits eine Höhle aufweist, welche sich allmählich weiter ausdehnt, wenn sie auch nie die Dimensionen erreicht, die wir bei *Raja batis* angetroffen haben.

Ein Embryo von 8—10 mm (das Schwanzende war beschädigt) VI 368 zeigt die bisherigen Zustände verstärkt durch die weit ausgedehnte, ballonförmige Anschwellung der Prämandibularhöhle. Besonders hervorstechend ist auch bei ihm die Y-förmige Gabelung des Mandibularschlauches.

Ein weiterer Embryo von 11 mm (VII 370) zeigt die Obliquus superior-Abtheilung der Mandibularmasse zwar in deutlicherer Localisirung, aber immer noch als hohle Blasen mit ihr im Zusammenhange; die Aufrichtung und Y-förmige Gabelung des Mandibularschlauches ist noch bestimmter als bei dem vorigen, zugleich aber auch die Auflösung aller übrigen Theile der Mandibularmasse, so dass nur zerstreute Zellmassen den Weg andeuten, welchen die Faserbildung des Rectus externus demnächst einschlagen wird. Die Prämandibularhöhle nimmt noch an Umfang zu, eine Communication mit dem Mandibularschlauche, wie bei *R. batis*, ist indess nicht nachzuweisen.

Bei einem Embryo von 13 mm Länge (XXV 521) ist die Auflösung der Mandibularzellmasse bis zu dem Grade fortgeschritten, dass es thatsächlich unmöglich sein würde, dorsal von dem Mandibularschlauch auch nur die geringste Spur einer Mandibularhöhle oder ihrer sonstigen Erscheinungsformen aufzufinden. Den Mandibularschlauch sieht man bis auf die Höhe der Kopfbeuge resp. auch der dorsalen Spitze der Spritzlochtasche sich deutlich in der gewöhnlichen Gestalt unter dem G. Gasseri lagern; sein wahrnehmbares Ende erreicht er etwas jenseits der Stelle, wo die Y-förmige Gabelung beginnt. Wir werden weiterhin sehen, dass gerade diese Localität resp. diese Gabelung ein sehr werthvolles Argument zum besseren Verständnis desjenigen Theiles der späteren Muskulatur hergiebt, aus welcher der sog. Spritzlochmuskel hervorgeht. Auf den weiter nach innen gelegenen Schnitten sind aber keine irgendwie bestimmt geformten Theile der Mandibularzellmasse in solcher Weise zu erkennen, dass man sie sofort von den umgebenden Mesenchymmassen — die übrigens gleichfalls nur sparsam und in lockerer Ordnung vorhanden sind — unterscheiden könnte. Immerhin gelingt es bei sorgfältiger Prüfung einem an die betreffenden Bilder gewöhnten

Auge, auf der Strecke zwischen der noch sehr ausgedehnten Prämandibularblase und dem Facialisganglion einige dichtere Gruppen von Zellkernen zu finden, zwischen denen auch Andeutungen von feinen Fasern zu erkennen sind; es sind dies in der That die einzigen Spuren der III. Kopfhöhle resp. der hinteren Abschnitte der Mandibularhöhle. Auch die vorderste, äußerste Partie, aus welcher der Obliquus superior nachher zu ansehnlicher Stärke hervorgeht, ist auf diesem Stadium kaum aufzufinden, während die beiden Ganglien, zwischen denen sie ihren Ursprung aus der Mandibularzellmasse nimmt, das G. ciliare und G. Gasseri, durchaus deutlich und compact da liegen. Freilich muss ich hinzufügen, dass auf der einen Seite, und speziell auf der Innenseite des G. ciliare, zwei kleine Blasen sich finden, die durchaus den Eindruck machen, als seien sie die losgelösten Stücke der Mandibularzellmasse, aus welchen der Obliquus superior hervorzugehen habe. Da aber die Lage eine durchaus anomale sein würde — bei allen übrigen Selachiern findet sie sich auf der distalen Außenseite der Ganglien — so gebe ich diese Angabe mit allem Vorbehalt, obschon die weiter unten mitzutheilenden Verhältnisse die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass es sich wirklich um den Obliquus superior handle, dessen Vorstadium diese beiden Blasen bilden. Ob ein Paar Zellen, welche auf der anderen Körperhälfte dicht unter dem G. ciliare liegen, vielleicht diese selbigen Blasen darstellen, lässt sich leider nicht feststellen; sie können auch ebenso gut der innersten Schicht des Ganglions angehören; irgend welcher Zusammenhang mit anderen Zellen ist nicht aufzufinden.

Eine interessante Weiterentwicklung gewährt der Embryo XXV 517, welcher zwar nur mit 17 mm Länge bezeichnet ist, aber offenbar größere Länge besessen haben muss. Durchaus verändert ist das Bild, das sich jetzt von den Gebilden der Mandibularhöhle gewinnen lässt. Verfolgt man die Sagittalschnitte, in welche auch dieser Embryo zerlegt ist, von außen nach innen, so tritt als erster Repräsentant derselben die äußere obere Partie des Mandibularschlauches auf. Ungefähr 10 Schnitte weit stellt sie sich genau so dar, wie die Muskelschläuche der übrigen Visceralbogen. Dann aber erscheint eine Abweichung, die nicht ohne Bedeutung ist. Der jetzt auftretende R. maxillaris inferior trennt hier, wie überall, eine äußere und hintere von einer inneren und vorderen Partie des Mandibularschlauches. Unschwer ist es, in dieser Trennung die ursprüngliche Y-Gabelung der Seitenplatten wieder zu erkennen, die aber bei *R. asterias* das Bemerkenswerthe bietet, dass sie sich noch lange

in ihrem Zusammenhange mit den inneren, mesenchymatösen Elementen sowohl der Mandibular- als auch der III. Kopfhöhle hält. Dies erscheint um so paradoxer, als die vorhergehenden Stadien dieser Gebilde sich im Gegensatz zu den übrigen Selachiern völlig zu verflüchtigen schienen. Jetzt aber betont sich der Zusammenhang desjenigen Muskels, welcher aus dem äußeren hinteren Theil des Mandibularschlauches hervorgeht, mit den Elementen der III. Kopfhöhle ungleich stärker, als bei den übrigen Selachiern, und man kann den handgreiflichen Beweis vor sich sehen, dass derjenige Theil der Seitenplatten, welcher dem hinteren Aste der Y-Gabelung entspricht, aus sich den Spritzlochmuskel hervorgehen lässt, welcher also von vorn herein und bis in die Anfangsstadien der Bildung des Kopfmesoderms einen von den übrigen Theilen der Mandibularhöhle klar zu sondernden Ursprung besitzt.

Der innere resp. vordere Schenkel des Y setzt sich unterhalb des beide Schenkel trennenden G. Gasseri und dicht hinter dem Theil der Prämandibularhöhle, aus welchem der Obliquus inferior hervorgeht, dorsalwärts fort und bildet eine jetzt sehr viel deutlicher umschriebene Zellmasse, die nach oben in die gleichfalls compacter gewordene Masse des Obliquus superior ausläuft. Von Hohlräumen jenseits der Schenkel des Y ist keine Rede mehr: sowohl die Masse zwischen Prämandibularhöhle und G. Gasseri, als auch diejenige hinter und oberhalb des G. ciliare bestehen aus ziemlich dichtem, aber feinem Gewebe, das immer noch mesenchymatösen Eindruck macht und von der Gestaltung der homologen Bildungen bei *Torpedo* und noch mehr der Squaliden durchaus abweicht.

Dieselben Bilder giebt ein anderer Embryo von ähnlicher Länge, XXV 525, an dem vielleicht die vor dem G. Gasseri liegende Masse der Mandibularhöhle, aus welcher das vordere Stück des Rectus externus hervorgeht, noch compacter erscheint, als an dem vorigen, während die gleichfalls geschlossene Zellmasse des Obliquus superior schon von derselben abgelöst ist und über und hinter dem G. ciliare liegt.

Spätere Stadien zeigen dann die normale Gruppirung der einzelnen, aus diesen Anlagen hervorgehenden Muskeln und unterscheiden sich anscheinend in nichts Wesentlichem von den Verhältnissen der übrigen Selachier.

Erwägungen über die morphologischen Verhältnisse der Mandibularhöhle.

So wenig es möglich ist, ohne genaue Kenntnis der Zustände der Prämandibularhöhle, eine auch nur halbwegs abschließende Betrachtung der Mandibularhöhle und der hinter ihr liegenden Abschnitte des sogenannten prootischen Mesoderms vorzunehmen, ja so wenig auch, selbst bei Zuhilfenahme der merkwürdigen Bildungen der Prämandibularhöhle, ein Verständnis dieser vordersten Abschnitte des Mesoderms der Selachier — und damit wohl aller Wirbelthiere — gewonnen werden kann, welches all die Fragen beantworte, die auf Grund der herkömmlichen vergleichend-morphologischen Schablone an die Untersuchung der Selachierembryonen gerichtet werden, so möchte ich doch versuchen, durch Zusammenfassung der wichtigeren Resultate der vorstehenden Angaben das Verständnis derselben zu erleichtern und die wesentlichen Züge nochmal hervorzuheben, die auf das Zustandekommen dieser merkwürdigen Bildungen einiges Licht werfen.

Zunächst hebe ich hervor, dass die traditionelle Auffassung der großen blasenförmigen Kopfhöhlen der Squaliden als Exponenten je eines Somites, wie sie besonders VAN WIJHE begründete, durch die Darstellungen, die ich von den Bildungen der Mandibular- und von der III. Kopfhöhle bei beiden Arten der Gattung *Torpedo* gegeben habe, starke Einwürfe erfährt. Es war ja wohl begreiflich, bei Zugrundelegung der Zustände, die das Vorderkopfmesoderm bei *Pristiurus*, *Scyllium canicula* und *Acanthias* — den am häufigsten untersuchten Selachiern — bietet, diese Interpretation als eine wesentliche, ja grundlegende Einsicht anzusehen und sie, im Zusammenhange mit mehr oder weniger schematischen oder schematisirenden Eintheilungen der Branchio- und Neuromerie, als einen Theil der Lösung des großen, im Kopfe der Wirbelthiere gegebenen morphologischen Problems hinzustellen. So eine große Blase, wie die genannten Squaliden sie als Mandibularhöhle aufweisen, erschien so zweifellos als einheitliche Bildung, dass sie, wie groß auch ihre Unterschiede gegenüber den Occipital- und Rumpfsomiten sein mochten, schon wegen der übrigen, auf Grund des Schemas gewonnenen Anschauungen als homodynam betrachtet, ihre Abweichungen aber als Quantité négligeable behandelt wurden. Und da ähnliche Blasen als Prämandibularhöhle und als III. Kopfhöhle, einheitlich gebildet, gefunden wurden, so gab es eben drei vorderste

Somite, deren Beziehungen zu allen übrigen Gebilden des Vorderkopfes nach dem »Schema« geordnet und in Richtigkeit befunden wurden, wobei freilich in mehr als einer Beziehung ein Auge zugedrückt werden musste, sollte das Schema nicht zu Schaden kommen.

Mit den Resultaten genauerer Erforschung der Mesodermstructur und Entwicklung des Vorderkopfes der beiden *Torpedo* lässt sich nun diese Auffassung nicht festhalten: wie *Torpedo* schon bei Erörterung der Occipitalgegend sich unbequem erwies, so scheint das in noch höherem Grade am Vorderkopf geschehen zu sollen. Von einheitlichen großen Blasen der Mandibularhöhle und der III. Kopfhöhle ist bei *Torpedo* keine Rede: nur bei der Prämandibularhöhle ist die Blasenbildung durchgeführt; die Mandibularhöhle dagegen zeigt eine Anzahl complicirter Canäle und kleinerer Hohlräume, und die III. Kopfhöhle existirt als solche überhaupt nicht; an ihrer Stelle erscheint vielmehr eine Mehrzahl, in gewissen Stadien ganz von einander geschiedener, kleiner blasenförmiger Würfel. Bei *Raja* fehlen sogar die Canäle, und statt einer großen Blase existirt nur ein schwammartiges Gewebe, welches den Raum ausfüllt, den bei Squaliden die Mandibularblase einnimmt.

Begreiflicher Weise entsteht sofort die Frage, welcher dieser Zustände der ursprünglichere sei oder sich von dem andern ableiten lasse? Ob diese Frage überhaupt beantwortbar sei[1], ehe eine Gesammterörterung des Kopfproblems stattgefunden hat, mag mit Recht bezweifelt werden; denn so unähnlich, wie die Mandibularblase eines *Acanthias*-Embryos einem Rumpf- oder Occipitalsomit desselben Embryos, so unähnlich ist auch die Mandibularhöhle eines *Torpedo*-Embryos einem Urwirbel eben dieses *Torpedo*-Embryos. Hieraus wäre also zunächst zu schließen, dass Diejenigen, welche die Mandibularhöhle irgend eines Selachierembryos überhaupt einem einzelnen Urwirbel oder Somit gleichstellen, dafür ausreichende Gründe beibringen müssten und zugleich anzugeben hätten, wesshalb die Mandibularhöhle sich so ganz anders darstellt, als ein Urwirbel — so anders, dass in der That von verschiedenen Forschern ihre Auffassung als Somit abgewiesen worden ist.

In der That wird man auch durchgehends finden, dass keine directen Beweise für die Somitennatur der Mandibularhöhle vorliegen:

---

[1] scil. vom Standpunkt bisheriger morphologisch-phylogenetischer Anschauungen; die principiellen, von sog. entwicklungs-physiologischer Seite aufgeworfenen Competenzbedenken können einstweilen unberücksichtigt bleiben.

man hat vielmehr Analogieschlüsse angewendet und ist schließlich auf das von der vergleichenden Anatomie aufgestellte Schema eingegangen, welches in dem Adductor mandibulae einen homodynamen Muskel der übrigen Visceralbogenmuskeln erblickt. Und da erst Balfour und Milnes Marshall begannen, die genetischen Beziehungen der Augenmuskeln zu den Kopfhöhlen ins Auge zu fassen, so ward von ihren Nachfolgern als Urwirbel zur visceralen Hyoidmuskulatur gehörig der Rectus externus und als Urwirbel zur Mandibularmuskulatur der Obliquus superior angesehen — die Prämandibularhöhle aber, mit ihrer Production von vier verschiedenen Augenmuskeln, als ein problematisches Gebilde betrachtet, dessen Natur späterer Lösung vorbehalten blieb. Dass auch der Obliquus superior zu allerhand Unsicherheiten Anlass gab, ist weniger seinem Ursprung aus der Mandibularhöhle, als dem ihn innervirenden Trochlearis zuzuschreiben, dessen Natur als vordere Wurzel mit Recht sehr in Zweifel gezogen ward. Jedenfalls, wenn der Obliquus superior als der Myotommuskel der Mandibularhöhle angesehen ward, verdankte er das nicht einem nachweisbar ähnlichen Ursprunge mit den Rumpfmyotommuskeln, sondern nur dem Umstande, dass er überhaupt aus der Mandibularhöhle hervorging — einen Beweis dafür, dass diese Höhle resp. ihr dorsaler blasenförmiger Abschnitt einem Somit und nur einem Somit entsprach, konnte er indess nicht geben. So war es also durchaus nur eine Annahme, dass die Mandibularblase der Squaliden einem Somit entspräche.

Dass die III. Kopfhöhle ein größeres Recht darauf habe, als Repräsentant eines Somits gelten zu dürfen, lässt sich schwerlich besser begründen. Sie ward zwar als Producent eines Myotommuskels, des Rectus externus, angesehen, und der Rectus externus ward von einem Nerven innervirt, der von den meisten als ein homodynames Gebilde einer vorderen Wurzel betrachtet ward; auch war das viscerale Gebiet der III. Kopfhöhle durch den Hyoidmuskelschlauch eingenommen; und was sonst noch zur Vervollständigung des Metamers nach dem Schema gehörte, sollte sich im Facialis finden. So blieb es indessen nur, so lange man die Squaliden und ihre Embryologie als maßgebend ansah und die Einzelheiten nicht genauer ins Auge fasste. Aber auch schon bei Squalidenembryonen ließ sich nachweisen, dass die Ansicht, der Rectus externus sei ein ausschließliches Product der III. Kopfhöhle, auf einem Irrthum beruhe: dieselbe nimmt zwar Theil an der Composition dieses Muskels, aber sie ist weit davon entfernt, ihn ganz und ausschließlich

herzustellen: sein Haupttheil oder wenigstens die Hälfte wird aus Abschnitten der Mandibularblase gebildet und gleichfalls von Zweigen des Abducens versorgt. Hierdurch ward das geltende Schema empfindlich durchbrochen, selbst wenn die Untersuchung sich auf die herkömmlichen Squalidenembryonen beschränkte. Ward aber eine Untersuchung von *Torpedo*-Embryonen vorgenommen, so musste das Bild eines einheitlichen Somits, welches die III. Kopfhöhle darstellen sollte, sofort verschwinden, denn es fanden sich an ihrer Stelle, zumal bei *T. marmorata*, eine Mehrzahl höchst distincter, blasenförmiger Gebilde, welche von einem an die Embryonalverhältnisse der Selachier gewöhnten Auge leicht als Umwandlungen ursprünglich zusammengedrängter, unvollkommen geschiedener Urwirbel angesehen werden konnten, und sich in der That auch auf solche, über dem Spritzlochsack bei Embryonen von 2—4 mm Länge sich vorfindende Gebilde zurückführen ließen. Da zudem die Einheitlichkeit des Nervus abducens schon früher angefochten war, und die größere Zahl seiner Wurzelstränge auf Composition schließen ließ — von dem Ramus recurrens bei *Heptanchus* und *Acanthias* zu geschweigen — so blieb in der That nichts Positives übrig, aus dem auf die Einheitlichkeit der III. Kopfhöhle geschlossen werden konnte. Durch genaue Untersuchung einer größeren Zahl von Embryonen verschiedener Squalidenarten ließ sich noch weiterhin feststellen, dass beträchtliche Varianten ihrer gegenseitigen Abgrenzung bei der III. und der Mandibularblase bestünden, und dass mehrfach ein hinterer Theil der Mandibularhöhle in den Bereich der III. Kopfhöhle gelangte, letztere mitunter überhaupt ohne Abgrenzung von der ersteren blieb: so fiel also auch dieses, dem bloßen Augenschein dienende Argument. — Der Glaube von der Nachweisbarkeit einer metamerischen Gliederung des Vorderkopfmesoderms in die genannten drei vordersten Kopfhöhlen reducirte sich also auf bloße Schemata, welche in letzter Instanz auf die traditionellen Lehren der vergleichenden Anatomie zurückführten. Diese selbst hatte sich ihre Anschauungen aus der Composition des Selachierschädels und seines Visceralbogenskelettes gebildet und die Homologien und Homodynamien aus dem Befunde des erwachsenen *Heptanchus*- und *Hexanchus*-Schädels construirt, ohne diesen Befund auf Grund der Genese kritisch zu controlliren.

Die in der vorliegenden Studie vorgenommene vergleichend-embryologische Untersuchung der vorderen Kopfhöhlen liefert nun eine breitere thatsächliche Basis, auf welcher fußend auch eine wesent-

lich verschiedene Auffassung ihres Zustandekommens und ihrer morphologisch-phylogenetischen Bedeutung erwachsen dürfte.

Aus den frühesten Stadien der *Torpedo*-Embryonen schließe ich zunächst, dass die Gliederung des Mesoderms — ich lasse absichtlich hier die Prämandibularhöhle noch ganz bei Seite — im prootischen Kopfabschnitt sich ursprünglich durchaus ähnlich verhielt, wie im metaotischen, und dass die Ohrblase überhaupt nicht als irgendwie qualitativ bestimmend für die Beschaffenheit der vor oder hinter ihr liegenden Theile des Körpers anzusehen sei. In dieser Auffassung — die sich übrigens auch bei anderen Forschern mehr und mehr Bahn bricht[1] — bestärkt mich besonders diejenige Partie des Mesoderms, welche als Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden anzusehen ist und als unvollkommen getrennte kleinere Somite über dem Spritzlochsack bei Embryonen von 2—4 mm Länge erscheint. Ebenso bestärkt mich darin das Bild der Structuren, die aus diesen kleinen Somiten hervorgehen, wenn der Embryo zu 8—12 mm Länge

[1] In seinem Vortrage »Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes« (Verh. Anat. Ges. 16. Vers. 1902, pag. 37) spricht sich auch Froriep für den Wegfall der Unterscheidung prootischer und metotischer Urwirbel aus. Aber seine Begründung ist eine wesentlich andere, als die von mir angenommene: ihm zufolge können gar keine prootischen Urwirbel existiren, denn von Haus aus liegen alle wirklichen Urwirbel hinter oder unter der Ohrblase, resp. dem Ectodermbezirk, aus dem die Ohrblase als solche später hervorgeht. Diese Auffassung steht im Zusammenhang mit der anderen Auffassung Froriep's von der Existenz eines besonderen präspinalen Abschnittes des Wirbelthierkopfes. Ich habe bereits in der 22. Studie zu zeigen mich bemüht, dass die Argumente, auf welche Froriep sich stützt, nicht stichhaltig seien: ein präspinaler Abschnitt, dem nach Froriep'schen Angaben sowohl die Mandibular- als auch die III. Kopfhöhle angehören würden, und der in schroffem Entstehungs- und Bedeutungsgegensatz gegen die darauf folgenden Theile des Kopfes und Körpers stehen soll, ist nicht nachzuweisen; die in der 22. Studie angeführten Argumente und die genaue Darlegung der Bau- und Ursprungszustände der betr. Theile in den beiden vorliegenden »Studien« nehmen den Darlegungen Froriep's, wie ich glaube, ihre Beweiskraft. Nicht, wie Froriep angiebt, mit dem von ihm *a* genannten Urwirbel hört oralwärts die Urwirbelbildung auf, sondern sie erstreckt sich, wenn auch in verschleierter und nur annähernd nachzuweisender Form bis an oder sogar in die Prämandibularzellmasse.

Dass die Gehörblase keine den Urwirbeln gegenüber topographisch constante und fest bestimmte Lage von Anfang an einnimmt, gestehe ich Froriep um so lieber zu, als die Ectodermpartie, aus der dieselbe sich herstellt, nur einen Theil des allgemein in den Dienst des Seiten- und Schleimcanalsystems gestellten Ectoderms vorstellt, dessen Differenzirung und Umlagerung im Zusammenhang mit der phylogenetischen Gesammtgeschichte des Wirbelthierkörpers und -Kopfes wohl noch zu weiteren Erkenntnissen führen wird, von denen heute kaum erst eine Andeutung vorliegt.

angewachsen ist; denn in diesen Stadien finden sich die beträchtlich von einander gerückten blasenförmigen Körper, aus deren Umwandlung nachweislich die hinteren der, zunehmender Reduction verfallenden Abschnitte des Rectus externus hervorgehen. Von diesen 4—5 kleinen Würfeln stehen die caudal gelegenen in deutlichem, wenn auch gleichfalls schon der Auflösung verfallenem Zusammenhange mit dem Muskelschlauch der Hyoidhöhle — während die vorderen mit dem der Mandibularhöhle verbunden erscheinen: genau wie die ganze Blase der III. Kopfhöhle bei Squaliden im anfänglichen Zusammenhange hinten mit dem Hyoid- und vorn mit dem hinteren Theile des Mandibularschlauches steht, wodurch die Homologie beider Bildungen bewiesen wird. Da nun aber die Größe der kleinen Urwirbel über dem Spritzlochsack bei *Torpedo* durchaus conform der Größe der dahinter liegenden Urwirbel bis in das Occipital-, ja bis in das Rumpfgebiet ist, so entspricht die III. Kopfhöhle der Squaliden einer Mehrzahl bei *Torpedo*-Embryonen nachweisbar vorhandener Urwirbel und kann nicht als Äquivalent eines einzelnen Somits angesehen werden.

Wenn aber das Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden bei *Torpedo* nachweislich einer Mehrzahl von Somiten entspricht, so gewinnt man einige zuverlässige Anhaltspunkte für die Wahrscheinlichkeit der Auffassung, dass auch die Mandibularhöhle in ähnlicher Weise componirt sei; sind doch ihre hinteren Abschnitte bei Embryonen von 8—12 mm Länge durchaus gleich gestaltet den blasenförmigen Würfeln, welche das Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden bilden und geht doch aus ihnen die mittlere Partie des Rectus externus hervor, während der Haupttheil dieses Muskels eben aus den vorderen Abschnitten der Mandibularhöhle sich aufbaut. Wenn aber der hintere Abschnitt der Mandibularhöhle als ein besonderes Somit erkannt oder wenigstens als ein solches wahrscheinlich gemacht werden kann, so folgt daraus, dass die ganze, etwa 4—5mal größere Mandibularhöhle nicht auch nur einem Somit verglichen werden darf. Und wenn nachgewiesen wird, dass beträchtliche Abschnitte des Rectus externus aus den übrigen ebenfalls beträchtlichen Abschnitten der Mandibularhöhle hervorgehen, so gewinnt die Annahme an Boden, dass diese Abschnitte der Mandibularhöhle ebenfalls einer Vielheit von verschmolzenen Somiten entsprechen, deren Dimensionen von Hause aus schwerlich größer waren, als die der übrigen Somite des *Torpedo*-Körpers. Es ist sogar nicht unmöglich, da sie von Hause aus

zusammengedrängt angelegt werden und wenig Raum zu ihrer Entfaltung finden, dass sie noch kleiner waren als die dahinter folgenden, somit also, der späteren Ausdehnung zufolge, einer größeren Zahl mit einander verschmolzener Somite entsprechen, als man bei einfacher Messung des Umfanges annehmen würde. Diese die Mandibularhöhle ursprünglich zusammensetzenden Somite liegen bei den jüngsten Embryonen auf beiden Seiten der Kopflappen, und oft genug kann man bei beiden *Torpedo*-Arten den unmittelbaren Anschauungseindruck gewinnen, dass man es hier in der That mit einer Reihe an einander gedrängter kleiner Somite zu thun habe, deren Vielheit nur noch durch kleine partielle Wölbungen ihres oberen Randes und gelegentlich durch kleinere Spalten und Hohlräume angedeutet wird, welche beide sich hier und da auch bei *Raja*-Embryonen nachweisen lassen.

Da nun die äußersten und vordersten Abschnitte dieser Gesammtmasse der Mandibularhöhle das Material zur Bildung des Obliquus superior hergeben, von dem ich oben (pag. 11) den Beweis zu führen suchte, es entspräche zwei ursprünglich gleich gearteten Abschnitten, welche zwei primitiven Somiten zugehörten, und da weiterhin die, diesen äußersten Theilen der Mandibularhöhle, aus denen der Obliquus superior hervorgeht, dicht anliegenden Theile derselben Mandibularhöhle in den vordersten Bezirk des Rectus externus sich umwandeln — so darf man wohl mit Recht schließen, dass die ganze Mandibularhöhle einer beträchtlichen Zahl verschmolzener Somite entspricht, die man ungefähr auf 4—5 schätzen darf.

Wenn man aber die zum Obliquus superior gewordenen beiden äußersten Abschnitte der Mandibularhöhle als aus dem Verbande derselben abgelösten Somiten zugehörig ansehen darf, welche durch ihre Funktion als Augenmuskeln in ähnlicher Weise umgestaltet wurden, wie die aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden übrigen Augenmuskeln, so kann natürlich der Obliquus superior nicht, wie es das bekannte Schema behauptet, der einzige, das Myotom der als II. Somit angesehenen Mandibularhöhle repräsentirende Muskel sein. Das Schema erleidet also durch die an *Torpedo* gewonnenen Resultate der Beobachtung Schiffbruch, und die auf dasselbe basirten Homologien und Homodynamien werden hinfällig.

Nachweislich geht aber aus dem äußersten vordersten Winkel der Mandibularblasen auch der Squaliden der Obliquus superior hervor, nachweislich wird auch bei Squaliden der vorderste und hauptsächlichste Abschnitt des Rectus externus aus Material der

Mandibularhöhle gebildet — somit ist wohl als festgestellt anzusehen, dass die Mandibularhöhle auch der Squaliden, mag sie auch noch so einheitlich als Blase auftreten, doch einer Vielheit verschmolzener Somite entspricht.

Es tritt nun aber von selbst die Frage auf: worauf beruht die bei Squaliden fast durchgehends beobachtete, merkwürdige Blasengestalt? und wie erklärt sich vom phylogenetischen Standpunkt aus der Unterschied in der Bildung der Mandibularhöhle und der III. Kopfhöhle der Autoren zwischen ihnen und den Torpedines und *Raja*? Dass die Blasenbildung keine Beziehung zum Aufbau irgend eines dauernden Gebildes des Selachierkörpers haben kann, geht aus ihrem vergleichsweise frühen Verschwinden hervor: schon bei Embryonen von 14—16 mm Länge von *Scyllium canicula* ist die Mandibularblase kaum mehr als ein schmaler Spalt, die III. Kopfhöhle aber hat sich fast völlig aufgelöst und zeigt nur einen unregelmäßigen Längsstreifen von Muskelfasern. Wir haben es also nur mit einer vorübergehenden Bildung zu thun, deren wesentliche Bedeutung in die ersten Stadien des Embryonallebens zu fallen scheint.

Schon in der 18. Studie nahm ich die Gelegenheit wahr, von diesen Bildungen zu sprechen, als es sich darum handelte, die außergewöhnlich großen Blasen der Occipitalsomite bei *Heptanchus*-Embryonen zu beschreiben. Auf pag. 26 der 18. Studie schrieb ich: ... wie es zu dieser Blasenbildung kommt, welches ihre functionelle Bedeutung im Leben des Embryos ist, das bleibt freilich eben so dunkel, wie die Bildung der großen Höhlungen der prootischen Somite, die ja freilich alle durch Verschmelzung einer größeren Zahl von Somiten zu Stande kommen und in so fern morphogenetisch auf andrer Basis stehen«. Es hat mich um so mehr gefreut in Froriep's Aufsatz: »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« (Anat. Anz. 21. Bd. 1902 pag. 547) eine Erörterung dieser wichtigen Frage zu finden, mit der ich mich in manchen Punkten einverstanden erklären kann, wenn ich auch in Einzelheiten differire. Die Übereinstimmung bezieht sich auf die Vermuthung, dass die Blasenbildung mit einer Excretionsfunction in Zusammenhang zu bringen sei. Wie Froriep schon darauf hinweist, dass der gesammte Mesoblast als ein primordiales Excretionsorgan anzusehen sei, so dürfte vielleicht auch die blasenförmige Umgestaltung der Kopfhöhlen in einer vorübergehenden Ausübung dieser Function ihre Erklärung finden. Zunächst sind sie eben Abtheilungen des allgemeinen Körpercöloms; während aber das Cölom des Rumpfes durch die Bildung der Vor- und Urniere sich

die später in Function tretenden Entleerungswege seiner Excrete schafft, kann das Kopfcölom auf ähnliche Entlastung nicht rechnen, denn die Vorniere fängt erst hinter den Occipitalsomiten an. Ich habe schon früher meine Zweifel ausgedrückt, ob die Kopfniere in der phylogenetischen Vergangenheit immer an diesem, gewissermaßen doch zufällig herausgegriffenen Mesomere ihren Anfang genommen haben sollte, und bin der Meinung, dass auch die Occipital- und die prootischen Somite bis zu der Mandibularhöhle — vielleicht auch noch bis zu der Prämandibularhöhle inclusive — an dieser Grundfunction und ihrer Ausgestaltung in früheren phylogenetischen Perioden Antheil hatten. Die allmähliche Localisirung der Respirationsorgane an dem Kopfabschnitt, die hohe Ausbildung der Sinnesorgane an demselben, die Zusammenschließung dieser Functionen in einen besonders solid gebauten Körperabschnitt haben es vielleicht bewirkt, dass diejenigen Functionen, welche entbehrt werden konnten, dem Kopftheil ab- und dem Rumpftheil zugewiesen wurden, so dass sich die Locomotionsorgane und die Excretionsorgane am Rumpf localisirten und am Kopf verschwanden. Recapitulirt wurden aber immer noch die Muskeln sowohl, wie das Cölom, ihre specifische Weiterbildung aber unterblieb — und so sind die Myotome zwar noch vorhanden, wandeln sich auch noch, so weit sie in den Dienst der Augen getreten sind, zu deren Muskulatur um, die Excretionsarbeit des Cöloms aber vollzog sich zwar noch beim Embryo, das Excret aber sammelte sich in Ermangelung ausführender Canäle entweder in den abgeschlossenen Partien der Mesodermmembranen in ballonförmigen Blasen oder ward durch den Zusammenhang mit der Pericardialhöhle dem allgemeinen Cölom zugeführt. Ob weiterhin, etwa bei Embryonen von 8 mm an, eine Aufnahme des Excretes durch irgend welche Blutbahnen die Entleerung der Blasen beförderte, oder ob eine andere Resorption eintritt, ist zunächst völlig unerfindbar — mangelt es uns doch an jeder Kenntnis des Stoffwechsels im entstehenden Embryo, die uns zur Entscheidung solcher Fragen als Anhaltspunkt dienen könnte. Die hier geäußerte Vermuthung ist deshalb auch nur ein ganz vager Versuch, auf der von Froriep eingeschlagenen Bahn weiter zu gehen, und vielleicht anzuregen, experimentell dieser Frage näher zu treten, so schwierig das auch sein mag.

Froriep seinerseits zieht in den Bereich seiner Hypothese noch eine Bildung, auf welche Chiarugi Monitore Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 43 die Aufmerksamkeit gelenkt hat, indem er glaubt, das unpaare Verbindungsstück der Prämandibularhöhlen bei *Torpedo* stünde

durch einen unpaaren Ausführungsgang, der in der Hypophysentasche münde, mit der Außenwelt in Verbindung. Dieser Vermuthung kann ich nicht folgen, da ich das von CHIARUGI bezeichnete Gebilde als ein ganz anders zu erklärendes, ancestrales Residuum ansehe. Darüber wird die folgende Studie über die Prämandibularhöhle nähere Aufklärung bringen.

Lässt man aber die Einschließung eines Excretes als zureichenden Grund der Blasenbildung der vorderen Kopfhöhlen vermuthungsweise gelten, so gewinnt man dadurch eine Erklärung ihres allmählichen Größerwerdens, der zunehmenden Verdünnung ihrer Wandungen und der verschiedenen Ausbuchtungen und Zusammenschnürungen, die sie erleiden, je nachdem benachbarte Hohlräume oder feste Organe — z. B. die Ganglien des Trigeminus — dieselben begrenzen. In der Einheitlichkeit der Blasenbildung der Prämandibular-, Mandibular- und III. Kopfhöhle aber einen Beweis für ihren morphologischen Werth als Repräsentanten je eines Somites zu sehen, dürfte nicht länger zulässig erscheinen.

Wesshalb neben der vollkommenen Blasenbildung der Squaliden die unvollkommenere der Torpedines und das gänzliche Ausbleiben derselben bei *Raja* in die Erscheinung tritt, vermag ich freilich nicht einmal vermuthungsweise zu begründen. Wir stehen da vor Phänomenen, die uns in ihren Zusammenhängen einstweilen völlig verschlossen bleiben. Vielleicht hängt die außergewöhnlich große Ausbildung der Blase der Prämandibularhöhle bei *Raja* mit dem Ausfall der eigentlichen Blasenbildung der Mandibularhöhle und der die III. Kopfhöhle repräsentirenden Bezirke des Kopfcöloms zusammen, welche *Raja* gegenüber allen anderen Selachiern auszeichnen.

Dass die hier dargelegte Auffassung sich von der FRORIEP'schen immerhin beträchtlich unterscheidet, wird keinem aufmerksamen Leser entgehen. Schon die Fragestellung, welche FRORIEP Anlass zur Darlegung seiner Auffassungen giebt, unterscheidet sich von der meinigen, denn er forscht nach der ancestralen Function der Kopf- und Visceralbogenhöhlen und erblickt dieselbe in der Excretionsfunction, während er die Bildung der Muskulatur als etwas Secundäres auffasst. Hierin kann ich mich ihm um so weniger anschließen, als ich eben überzeugt bin, die Blasenbildung der Kopfhöhlen sei ein erst allmählich von den Selachier-Embryonen erworbenes Charakteristicum, während die Ausbildung der Muskulatur an diesen vorderen Kopfhöhlen schon vor der Ausbildung der Blasen als solcher stattgefunden habe als Recapitulation der uralten Urwirbelmuskulatur.

Eine eingehende Erörterung der in dieser Divergenz zum Ausdruck gelangenden Verschiedenheit der phylogenetischen Grundauffassung kann aber erst nach Darlegung anderer ontogenetischer Processe und Zustände der Selachier vorgenommen werden.

24. Die Prämandibularhöhle.

a. *Acanthias vulgaris.*

Von allen mir bekannt gewordenen Selachiern zeigt *Acanthias* die von Anfang an ausgeprägtesten Verhältnisse der Prämandibularhöhle, deren genaue Feststellung desshalb schon an sich werthvoll, aber durch den Nachdruck, welcher kürzlich durch Froriep in seiner Schrift: »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« (Anat. Anz. 21. Bd. 1902 pag. 551 ff.) auf die vermeintlich tiefgreifenden Unterschiede in der Anlage eines spinalen und präspinalen Abschnittes gelegt worden ist, jedenfalls an Interesse gewonnen hat. Die Untersuchungen Froriep's sind an *Torpedo ocellata* angestellt, seine Angaben und seine Folgerungen scheinen sich ausschließlich auf die Embryonen dieses Selachiers zu beziehen: da mir aber der Thatbestand bei *Torpedo* natürlich bekannt ist, so erscheint es um so wichtiger, die Verhältnisse der *Acanthias*-Embryonen ausführlich darzulegen.

Bei Embryonen von 1,5 mm Länge, bei denen die Medullarwülste noch völlig offen und die Kopfplatten noch ganz horizontal gerichtet sind, stößt das blind geschlossene Entoderm dicht an das Ectoderm an, wo letzteres in die Medullarplatten umbiegt. Von irgend einer auf die Hirn- oder Kopfbeuge gerichteten Abweichung der geraden Streckung des vorderen Körperendes ist noch keine Rede.

Untersucht man in diesem Stadium auf Querschnitten die Differenzirung des Entoderms von vorn nach hinten, so stößt man auf folgenden Thatbestand. Die ersten 9—10 Schnitte (von 5 μ Dicke! zeigen nur die vordere Entodermkuppe, in denen noch kein Lumen zu sehen ist. Dann tritt ein centrales Lumen auf, um welches sich die Zellen der Wandung in mehrfacher, unregelmäßiger Schichtung gelagert zeigen. Schon nach wenigen, 3—4, Schnitten macht sich ein Unterschied in der Lagerung und Anordnung dieser Wandungszellen geltend. In der dorsalen Wand ordnen sich erst einige wenige mittlere Zellen in cylindrischer Weise so an, dass die Kerne,

dicht neben einander und senkrecht zum Lumen gerichtet, an dem äußersten Ende der zugehörigen Zellen liegen und meist nur in einer Schicht gefunden werden, obwohl hier und da auch näher dem Lumen noch Kerne in unregelmäßiger Lagerung gefunden werden, während die Zellen der seitlichen und ventralen Wandungen des Vorderdarmes in mehrfacher, nach wie vor unregelmäßiger Schichtung sich darstellen. Manchmal erscheint freilich auch die dorsale Wandung auf einzelnen Schnitten ebenso, aber schon die nächsten Schnitte lassen das zuerst geschilderte Bild wieder auftreten — seien es auch nur vier oder fünf mittlere Zellen, welche den Charakter der Cylinderzellen aufweisen — während ähnliche Gruppirungen der Zellen an der seitlichen und der ventralen Wandung nicht gefunden werden. Je weiter rückwärts, um so zahlreicher werden die cylindrisch geordneten Zellen — ich lese die Beschreibung von dem Embryo XXVI 338 ab — bis auf dem 19. Schnitt, vom Anfang der Entodermkuppe gerechnet, die ersten Zellen des seitlichen Mesoblasts der späteren Prämandibularhöhle getroffen werden. Auf den nächstfolgenden Schnitten sieht man nun, dass diese Mesoblastzellen in continuirlichem Zusammenhang mit den cylindrisch geordneten Zellen der dorsalen Entodermwandung stehen, aber von den nebenliegenden Zellen der seitlichen Wandungen des Entodermrohres getrennt sind und bleiben. Der zellige oder plasmatische Zusammenhang des eigentlichen Mesoblasts mit der Wandung des Entoderms ist bei dem vorliegenden Embryo auf einigen zwanzig Schnitten noch zu erkennen, auf den folgenden ist er schon aufgehoben. Dorsal ist dieser Zusammenhang des Mesoblasts mit den Ausläufern der die cylindrisch geordneten Zellen enthaltenden dorsalen Wandung sehr deutlich — mit den seitlichen Wandungen ist er weniger klar. Wichtig aber ist es, zu betonen, dass die Anordnung der cylindrischen Zellen frontalwärts weit über die Anfänge des eigentlichen Mesoblasts hinausreicht, dass also die Chordaanlage — denn um diese handelt es sich bei der cylindrischen Gruppirung dieser Zellen — nach vorn bis fast an das vorderste Ende des gesammten Entoderms sich findet. Vom 40. Schnitt, caudalwärts gerechnet, beginnt bei diesem Embryo eine deutliche Absetzung der die Chorda bildenden Zellen der dorsalen Wandung als halbkugelige Vorwölbung, etwa vom 70. an trennt sich die Chorda von der Wandung des Entoderms durch eine deutliche Spalte ab, und auf den folgenden beginnt sie als gerundeter Strang ihre selbständige Existenz. So verhält es sich bei dem Embryo XXVI 338.

Ein etwas anderes Bild gewährt der fast gleichgroße Embryo XXVI 336. Auch hier sind die ersten 14—16 Schnitte — wiederum von 5 μ Dicke — durch die vordere blinde Partie des Entoderms geführt, es macht sich bei ihnen aber außer einer Lagerung der dorsalen Zellen in regelmäßiger und engerer Nachbarschaft noch besonders bemerklich, dass die gesammte dorsale Wandung dicker ist, als bei dem vorigen Embryo, auch noch eine untere Lage von Zellen erkennen lässt, welche dem eigentlichen Lumen des Darmes ein Dach bildet, so dass die obere Schicht als eine besondere Deckschicht darüber liegt (Taf. 8 Fig. 1). Auch erkennt man, dass diese obere Deckschicht seitlich die Conturen des Entoderms etwas überragt. Schon am 30. Schnitt findet man, dass aus dieser überragenden Ecke auf der rechten Seite ein Paar Zellen aus dem eigentlichen Darmrohr herauszutreten anfangen, und man erkennt auch jene schon oft geschilderte feine Spalte zwischen der dorsalen und der seitlichen Wandung des Entoderms, durch welche eine Grenze zwischen jener dorsalen Deckschicht und der eigentlichen Darmwandung bezeichnet wird. Diese Spalte durchsetzt die Wandung und reicht bis in den vorspringenden Theil der Deckschicht hinein, so dass sie die austretenden Zellen mit der Deckschicht zu verbinden scheint. Dieses Bild gewähren die nächsten 8—10 Schnitte; zugleich auch gewahrt man, dass die in der Mitte der dorsalen Deckschicht gelegenen cylindrischen Zellen sich dachartig erheben und die Mitte der Medullarplatte eindrücken, so dass sie wie in einer Furche derselben gelagert erscheinen; es sind das natürlich die Zellen, welche den vordersten Theil der noch ganz in der Deckschicht festgehaltenen Chorda bilden. Auf den nächsten Schnitten sieht man, wie besonders auf der rechten Seite die ausgetretenen Zellen immer zahlreicher werden und einen besonderen Anhang des Entodermrohres bilden; auf dem 40. Schnitt erkennt man schließlich, wie dieser Anhang sich dreieckig gestaltet und den Anfang eines Hohlraumes aufweist, während gleichzeitig die eigentlichen Darmwandungen unter der Deckschicht sich mit dünner, keilförmig gestalteter Schicht berühren, resp. aus sich die centrale Chordazellmasse und die seitlichen Mesodermmassen abzutrennen suchen. Auf weiteren 17 Schnitten kann man diesen Zustand realisirt finden (Taf. 8 Fig. 5); dann folgt ein anderer, dessen Characteristicum darin gelegen ist, dass die Verbindung der seitlichen Mesodermmassen mit der Chorda aufhört, während letztere noch immer in der Wandung des Entoderms keilförmig eingequetscht erscheint, gegen die Medullarplatte aber als halbrunder Vorsprung

vorragt und einen entsprechenden Hohlraum in derselben ausfüllt. Die Mesodermmassen nehmen derweil immer mehr eine dreieckige Gestalt an, mit einem deutlichen runden Lumen und mit dem inneren Winkel in die verbindende Zellbrücke verlängert, welche sie mit der Chorda vereinigt. Man kann auf der Fig. 5 Taf. 8 sehen, dass das verbindende Stück zwischen Chorda und Mesodermdreieck bei der Ablösung des letzteren von der Chorda in den Verband de Dreiecks übergeht, und wenn man die weiteren Schnitte caudalwärts verfolgt, so kann man constatiren, dass die Zellen, welche die Brücke bildeten, gerade an der Stelle der Mesodermmasse sich finden, aus welcher die inneren Somitenwände hervorgehen, die also später in die eigentlichen Muskelzellen der Urwirbel sich umwandeln.

Diese Erkenntnis ist nicht ohne Bedeutung für die Beurtheilung eines anderen Verhältnisses, welches uns gerade an dieser Stelle interessirt, und dessen Verständnis uns aus der Betrachtung des Embryos XXVI 286 deutlicher werden wird.

Dieser Embryo ist etwas weiter entwickelt, als der vorige, was aus den flügelförmig aufgerichteten Medullarplatten hervorgeht. Zunächst ist zu erwähnen, dass erst auf dem 22. Schnitt, von der ersten Spur des Entoderms angefangen, das Lumen desselben getroffen wird (die Schnitte messen auch hier 5 μ), während schon 8—10 Schnitte vorher eine deutliche Differenzirung innerhalb der dorsalen Wandung des Entoderms von zur Chordabildung bestimmten und desshalb dachförmig in die Medullarwand hineinragenden Zellen erfolgt ist. Bald darauf, am 28. Schnitt, sieht man auf der rechten Seite zwischen Medullar- oder Kopfplatte und Ectodermwandung die ersten Zellen der eben angeschnittenen Mandibularhöhle, welche als solche aber noch keinen Zusammenhang mit dem Entoderm haben; auch der nächste Schnitt zeigt diesen Zusammenhang noch nicht, eben so wenig der dritte, aber an diesem sieht man schon seitlich von der Chordaplatte einen Höcker vorragen (Taf. 8 Fig. 6), der mit den Zellen der Mesodermwandung sich fast berührt. Die beiden nächsten Schnitte zeigen auf der anderen Seite den Beginn der Mandibularhöhle (Taf. 8 Fig. 7), der dann folgende aber den unmittelbaren Zusammenhang der bisher getrennten vorderen Theile der Mesodermmasse mit der Chordaplatte. Dieser Zusammenhang dauert auf den weiteren 6—7 Schnitten, dann löst sich die Mesodermplatte als gleichseitiges Dreieck von dem Entoderm resp. der Chordaplatte ab, letztere zeigt zwar noch ihren Zusammenhang mit dem Entoderm,

ist aber gegen das Mesoderm als runder Strang isolirt (Taf. 8 Fig. 8).

Der Embryo XXVI 314 ist wiederum etwas älter als der vorige, die Kopfplatten sind noch höher aufgerichtet (Taf. 8 Fig. 9), und das Lumen des Entoderms zeigt sich erst auf dem 23. Schnitt, nachdem bereits 8—10 Schnitte eine deutliche Einbuchtung der Medullarplatte haben erkennen lassen, in welche die erst flachere, nachher dachförmige Chordaplatte sich eingedrückt hat. Nach weiteren 10 Schnitten wird auf beiden Seiten der Anfang der seitlichen Mesodermmassen, d. h. also der Mandibularhöhlenwandung, sichtbar (Taf. 8 Fig. 10). Nach 3 weiteren Schnitten sieht man links schon ihren Zusammenhang mit der Chordaplatte, während derselbe rechts erst nach dem 5. Schnitt auftritt. Die Chordaplatte ragt selbst als ein fast spitzwinkliges Dreieck in die Medullarplatte hinein. Der Zusammenhang der Mesodermmasse, d. h. also des vordersten Theils der Mandibularhöhle, mit der Chordaplatte erstreckt sich über 12—14 Schnitte; auf diesen Schnitten kann man den Umfang der gesammten Chordaplatte mit Einschluss der seitlichen Brücken zu den Mandibularhöhlen beider Seiten von vorn nach hinten abnehmen sehen, und wenn man am 15. Schnitt angekommen ist, an dem der Zusammenhang der Mandibularhöhlen mit der Chordaplatte aufgehört hat, zeigt sich die letztere zwar immer noch wesentlich umfangreicher als weiter caudalwärts, aber doch schon in ihrer runden Gestalt; mit der eigentlichen Darmwand ist sie immer noch in Contact. Verfolgt man diese Abnahme des Umfangs der Chordaplatte, so erkennt man, wie sie zu nicht geringem Theile darauf beruht, dass die verbindenden Zellen je weiter nach hinten um so mehr in den Verband der Mandibularhöhle selbst übergehen, also Elemente der Somite werden. Und auch hier zeigt sich wieder, dass diese Zellen gerade an derjenigen Stelle der Somite sich ablagern, aus welcher die muskelbildenden Lamellen der Urwirbel sich aufbauen — speciell im Bereich der Mandibularhöhle aber zu den vorderen Theilen des Rectus externus werden, der sich, wie wir in der vorigen Studie erkannten, aus Elementen der inneren Wand der Mandibularblase herstellte.

Ich wende mich nun zu einem anderen, gleichfalls in Querschnitte von 5 μ zerlegtem Embryo derselben Größe, XXVI 220, will ihn aber in umgekehrter Richtung beschreiben, aus Gründen, die bald klar werden dürften. Ich beginne die Beschreibung mit dem 76. Schnitte vom Anfang der Medullar- oder Kopfplatten an, während

es vom Anfang des Entodermrohres der 54. ist. Dieser Schnitt (Taf. 8 Fig. 17) geht durch die Mandibularhöhle, deren innere proximale Abschnitte frei, aber in flach zusammengedrückter Gestalt mit gerade noch unterscheidbarem horizontalem Lumen neben der gleichfalls freien runden Chorda gelegen sind. Von diesem Schnitte frontalwärts findet man schon auf dem dritten Schnitte eine wesentliche Veränderung, in so fern auf beiden Seiten der etwas an Umfang zunehmenden Chorda die inneren Theile der Mandibularhöhlen mit den Chordazellen in dichtem Contact stehen, als gehörten sie eben so sehr zu den letzteren, wie zu den Zellen der Mandibularhöhlen. Auf den nächst vorhergehenden 2—3 Schnitten steht die Chorda auch mit dem Darmrohr noch in innigerer Beziehung, und ihr Zusammenhang mit den Mandibularhöhlen prägt sich noch mehr aus. Der 67. Schnitt vom Anfang des Körpers an zeigt die Chorda mit breiter Basis dem Entodermrohr aufsitzend, während der vorhergehende zugleich den Zusammenhang mit den Mandibularhöhlen in solcher Weise zeigt, dass der die Brücke oder den proximalen Theil des Mesoderms bildende Theil deutlich als ein integrirender Abschnitt der Chordaplatte erscheint (Taf. 8 Fig. 15 u. 16). Der Gesammteindruck, den dieser Schnitt macht, geht dahin, die Chordaplatte als aus drei mit einander eng verbundenen Theilen bestehend zu betrachten, deren oberster und mittelster die eigentliche Chorda, die beiden seitlichen und unteren das mesodermatische Somitenmaterial darstellen (Taf. 8 Fig. 14). Je weiter nach vorn, um so mehr verschmelzen diese drei Abtheilungen zu einer großen, breiten, mit dachähnlicher Spitze versehenen Platte, welche zwar noch immer mit den vordersten, flügelartig sich ausbreitenden Theilen der Mandibularhöhle zusammenhängt, aber dennoch Jedem, der diesen Abschnitt des embryonalen Selachierkörpers kennt, als Prämandibularzellmasse erscheinen wird (Taf. 8 Fig. 13). Diese Masse ist schließlich eben so breit wie das vordere Darmrohr selber, je weiter frontalwärts, also etwa auf dem 57. Schnitte, schon breiter, und wenn auf dem 55. Schnitte die beiden Flügel der Mandibularhöhle ein Ende haben, überragt diese dorsale Zellmasse das Entodermrohr seitlich beträchtlich (Taf. 8 Fig. 12). Nach einigen weiteren Schnitten hört diese seitliche Überragung auf, wohl aber bleibt dorsal von dem Entodermrohr die dachförmige Masse noch lange unterscheidbar, sogar weit über das Lumen des Entoderms hinaus, bis sie wenige Schnitte vor dem vordersten Ende desselben mit der Wandung desselben untrennbar sich vermischt (Taf. 8 Fig. 11).

In dem vorstehend beschriebenen Sachverhalt treten uns mehrere bemerkenswerthe Zustände vor Augen, die ich hier kurz hervorheben will, um auch die weiter zu beschreibenden Entwicklungen in das richtige Licht zu rücken.

Zunächst erkennen wir, dass die Chordaanlage sich durch die ganze Länge der Prämandibularmasse wahrnehmen lässt und dass sie in dieser Zellmasse sich ebenso verhält, wie in den ersten Stadien an den übrigen Theilen des Entoderms. Irgend welcher fundamentaler Unterschied zwischen Prämandibularmasse, Mandibularmasse und den übrigen caudalwärts folgenden Körpertheilen ist somit nicht zu constatiren. Da die allmähliche Lostrennung und Selbständigmachung der Chorda von hinten nach vorn fortschreitet, so sehen wir sie zuletzt selbständig werden zwischen den Mandibularhöhlen; innerhalb der Prämandibularzellmasse erreicht sie nicht mehr die Ausbildung zur Selbständigkeit, ihre Bildungszellen vermischen sich mit den übrigen Elementen dieses vordersten Mesodermabschnittes in verschiedenem Grade, je nach den einzelnen Selachier-Arten. Die Frage nach den wahrscheinlichen Motiven dieser Entwicklungsdifferenzen der Chorda will ich hier nicht erörtern, dafür wird sich später der geeignete Moment einstellen.

Ein zweites Verhältnis, welches durch die dargestellten Schnitte eine helle Beleuchtung erlangt, bezieht sich auf die vordersten Abschnitte der Mandibularhöhle. Aus denselben geht später, wie wir in der vorigen Studie sahen, der Obliquus superior hervor. Wir sahen, dass von Anfang an zwischen diesen vordersten Partien der Mandibularhöhle und demjenigen Theil der Chordaanlage, welcher nachher völlig in den Zellverband der Prämandibularmasse einbezogen bleibt, genetische Beziehungen bestehen, dass also ein Theil der von Hause aus zusammengehörenden Elemente von auf gleichen Querebenen entstehenden Mesodermbildungen bei weiterer Entwicklung der Mandibularhöhle einverleibt wird, während der andere Theil der Prämandibularmasse verbleibt. Wir werden somit darüber aufgeklärt werden, wie es zu der Sonderung der den M. obliquus superior bildenden Zellen von der Mandibularhöhle kommt, und werden endlich den morphologischen Werth dieses Muskels und damit denn auch Antworten auf andere wichtige morphologische Fragen feststellen können, welche bisher durchaus dunkel blieben und zu den abenteuerlichsten und ungereimtesten Hypothesen (primordiales Überwandern des Zellmaterials von einem Antimer ins andere!) verführt haben.

Ich begnüge mich zunächst mit diesen Andeutungen und will nun weitere Befunde darstellen, wie sie sich an etwas weiter entwickelten Embryonen beobachten lassen.

Der Embryo XXVI 346, gleichfalls in Querschnitte von 5 μ zerlegt, zeigt den allerersten Anfang einer Hirnbeuge; da aber die Schnittführung darauf keine Rücksicht genommen hat, so sind die ersten 60—80 Schnitte etwas schräg ausgefallen. In Folge dessen stellen sich sowohl die Chordaplatte, als auch die Flügel der Mandibularhöhle — der künftige Obliquus superior — etwas höher resp. länger dar, als sie in Wirklichkeit sind, und daher sieht man auch den Zusammenhang der Chordaanlage, d. h. der späteren Prämandibularzellmasse, mit den nun schon eine deutliche Höhlung erlangt habenden Mandibularhöhlen auf breiterer Fläche, wie Taf. 8 Fig. 18 u. 19 zeigt.

Weitere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten deckt der Embryo XXVI 322 auf (Taf. 9 Fig. 1—3). Wir haben es wieder mit einem um ganz Weniges weiter entwickelten Stadium zu thun, dessen Kopfplatten sich sehr genähert haben und nicht weit vom Zusammenschluss entfernt sind. Auch ist schon, wie bei dem vorigen, eine leichte Beugung des vorderen Theiles des Medullarrohres eingetreten, so dass die Querschnitte nicht mehr ganz senkrecht auf die Längsachse fallen. In Folge dessen ist die Prämandibularzellmasse gleichfalls in etwas schräger Richtung getroffen, wodurch die Chordaplatte und die ihr anhaftenden Mesodermmassen höher erscheinen, als sie bei genau queren Schnitten erscheinen würden. Auch das Lumen des Entoderms wird bereits etwas nach unten gedrückt, scheint aber zugleich von vorn nach hinten etwas zurückzutreten, so dass die vor dem Lumen liegende Partie des Entoderms, also die blinde Kuppe, an Länge zugenommen zu haben scheint. Das Lumen erscheint erst auf dem 60. Schnitte, von der Spitze der Kopfplatten an gerechnet, auf dem 37. von der Spitze des Entoderms an. Wenige Schnitte vor demjenigen, der das Entodermlumen zuerst zeigt, finden sich die ersten Abschnitte der Mandibularhöhlenflügel, die zufolge der etwas gebogenen Vorderkopfachse in schräger Linie getroffen werden. Verfolgt man nun die Schnitte weiter caudalwärts, so zeigt der 7. Schnitt den deutlichsten Zusammenhang der Prämandibularzellmassen mit der Mandibularhöhle, die beiden folgenden Schnitte noch mehr, der 5. Schnitt zeigt sogar einen noch weiter zurückliegenden Zusammenhang, und erst die nun folgenden lassen auf das allerdeutlichste erkennen, dass die Partie, welche der Prämandibular-

höhle integrirend angehört, auf den weiter folgenden Schnitten eben so integrirend zu der Mandibularhöhle übertritt und dort jene innerste, proximale Partie bildet, welche dicht neben der nun isolirten Chorda liegt und die innere Wandung der eigentlichen Urwirbel herstellt.

Noch um einen Schritt weiter findet man diese Verhältnisse bei dem Embryo XXVI 331 entwickelt. Die Hirnbeuge ist bereits so weit gediehen, dass der Querschnitt fast die untere Wandung des Vorderhirns der Länge nach trifft. So ist denn auch beiderseits die Mandibularhöhle beträchtlich weiter nach vorn gerückt und überragt die nach unten und hinten sich umbeugende Prämandibularmasse beträchtlich. Wenn man diese Verschiebungen nicht sorgfältig und in ihren kleinsten Veränderungen ins Auge fasst, wird man die Beziehungen dieser vordersten Partien der Mandibularhöhlen zu der Prämandibularmasse nicht in der richtigen Weise begreifen; es ist desshalb dringend zu empfehlen, die Untersuchung der *Acanthias*-Embryonen von 1—2 mm Länge auf Querschnitten zahlreicher Individuen anzustellen.

Um die Umgestaltungen und Lageveränderungen der Prämandibularmasse bei Embryonen von weiteren Entwicklungsstadien zu verstehen, wird es nöthig sein, Beschreibung und bildliche Darstellung der Sagittalschnitte dieses und früherer Stadien zu geben.

Bei Stadien von weniger als 1 mm Länge ist die Chorda überhaupt noch nicht aus dem Verbande mit dem Entoderm herausgetreten, auch nicht in dem hinteren Teile des Körpers; über die Beziehungen, welche zwischen Entoderm, Chorda und Mesoderm dabei obwalten, mich hier auszusprechen, liegt indess keine Veranlassung vor und würde mich auf ganz andre Gebiete drängen, als hier behandelt werden sollen.

Ein Embryo von 1,5 mm Länge, XXVI 225, zeigt die Chorda aus dem Entoderm losgelöst in der hinteren Hälfte des Körpers, während sie, zumal in dem vorderen Drittel, noch ganz im Entoderm drin steckt und am vorderen Entodermende überhaupt noch nicht differenzirt erscheint. Das Mesoderm zeigt in diesem Stadium bereits 4—5 freie Urwirbel.

Embryo XXVI 298, von 1,8 mm Länge und 10 freien Urwirbeln, weist eine freie Chorda bis zu dem vordersten Viertel des Körpers auf; von da an liegt sie noch im Contact mit der dorsalen Wandung des Entoderms, kann aber doch deutlich unterschieden werden bis zu dem vordersten Achtel der Körperlänge, wo sie in der Prämandibularzellmasse verschwindet resp. aufgeht. Prüft man nun von dieser

Medianebene ausgehend die seitlich daneben liegenden Schnitte — sämmtlich wiederum 5 μ messend — so sieht man die seitlichen Mesodermmassen von der Chorda durch einen Zwischenraum geschieden bis zu diesem vordersten Theil, wo die Prämandibularmasse mit der gleichfalls vorderen Hälfte der inneren Wandung der späteren Mandibularhöhle in zelligem Zusammenhange verbleibt. Wir erkennen also auch hier wiederum den ursprünglichen Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit der vorderen Hälfte der Mandibularhöhle (Taf. 9 Fig. 4).

Bei dem Embryo XXVI 288 (Taf. 9 Fig. 5) zeigt sich schon eine leichte Hirnbeuge, und besonders stark ist die spätere Infundibulargegend durch Einknickung des Bodens der Medullarwülste bezeichnet. Verfolgt man von den Seiten zur Medianebene die Mesodermmassen, so kann man wiederum constatiren, dass die Mandibularhöhle mit ihrer vorderen Spitze bis an diese Infundibulareinknickung sich erstreckt; und da die Prämandibularmasse weit hinter dieser Einknickung ihren Anfang nimmt und unter derselben fort in die umgebogene Spitze des Vorderkopfes reicht, so kann man daraus entnehmen, dass derselben Querebene beträchtliche Abschnitte der Prämandibularzellmasse und der Mandibularhöhle angehören.

Stärker prägt sich die Zunahme der Hirnbeuge schon bei dem Embryo XXVII 325 aus, dessen Medianschnitt auf Taf. 9 Fig. 6 abgebildet ist. Man sieht die tiefe Einbuchtung der Infundibulargegend und die vor ihr, unter ihr und hinter ihr befindliche Prämandibularmasse. Man sieht auch, dass das Lumen des Entoderms hier schon vor der Infundibulareinknickung ein Ende hat. Bei x geht die Verdickung der Prämandibularmasse in eine zwar immer noch voluminösere Chordamasse über, zeigt aber doch deutlich eine Abnahme ihres Volumens. Verfolgt man nun diese einzelnen Abschnitte weiter lateralwärts, so stößt man schon auf den nächsten Schnitten auf eine wenn auch sehr undeutliche, doch immerhin wahrnehmbare Scheidung des hinteren Abschnittes der Prämandibularmasse in einen oberen und einen unteren Theil: der untere tritt in Zusammenhang resp. bildet die Fortsetzung der von hinten her neben der Chorda sich auch nach vorn ausbreitenden Mesodermmasse, welche je weiter die Prämandibularmasse von hinten her an Ausdehnung abnimmt, um so weiter nach vorn vordringt, so dass man wiederum deutlich erkennt, dass auch hier die vorderen Theile der Mandibularhöhle zu den centralwärts gelegenen der Prämandibularmasse gehören, und beide in einer schrägen Linie an einander stoßen.

Die eigentliche Entodermwandung kann man auch vor dem Ende des Lumens noch weiter unterscheiden, freilich steht sie mit der ihr dorsal angefügten Zellmasse in so unlöslicher Verbindung, dass eine eigentliche Grenze beider Partien nicht sicher zu bestimmen ist. Jedenfalls aber ist das Entoderm als solches auf der ventralen Seite mit Sicherheit bis beinah an die Spitze des Körpers zu verfolgen.

Dieses Stadium bahnt uns den Weg zum Verständnis der Verhältnisse, die uns bei solchen Embryonen entgegentreten, deren Medullarplatten zum Rohr geschlossen sind. Leider fehlen mir solche Zwischenstadien, an denen wenigstens noch der vordere Neuroporus offen geblieben ist; das solchen Verhältnissen nächstkommende Stadium bildet der Embryo XXVI 269 von 2,7 mm Länge, das ich auf Taf. 9 Fig. 7—10 abbilde. Der Neuroporus ist zwar schon geschlossen, aber der Zusammenhang der Wandungen des Ectoderms mit dem Vorderhirn besteht noch intact. Die Hirnbeuge ist durch eine mäßige, auf längere Strecke vertheilte Beugung der Grundplatte, der späteren Sattelkrümmung, gegeben; die Kopfbeuge hat auch schon begonnen. Innerhalb der Prämandibularmasse ist keine Spur eines Entodermlumens mehr aufzufinden, trotzdem die Masse caudalwärts von der Infundibulargegend beträchtliche Ausdehnung hat: wohl aber erkennt man eine Fortsetzung der eigentlichen Darmwandung in diese Zellmasse hinein, gerade in der Mittelebene und an der Stelle der Kopfbeuge, an welcher später die Hypophyse ihren Anfang nimmt. Indessen lässt sich nicht mehr nachweisen, dass die weiter nach vorn und speciell zwischen Infundibulargegend und Neuroporus liegende Zellmasse noch specifisch entodermatischen Charakter hätte. Eine Berührung der Chorda resp. der hinteren, auf die Chorda folgenden Partie der Prämandibularmasse mit den inneren Theilen der Mandibularhöhle hat fast völlig aufgehört, nur ganz vorn stoßen die Wandungszellen der letzteren an die Außenzellen der ersteren an (Taf. 9 Fig. 9), wodurch wiederum die metamerische Zusammengehörigkeit der hinteren Abschnitte der Prämandibularmasse mit den vorderen der Mandibularhöhlen wahrscheinlich gemacht wird. An die letzteren schließt sich nun auf den lateral gelegenen Schnitten die äußerste Kuppe der Prämandibularmasse an, welche in den weiter entwickelten Embryonen zur äußeren Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhlen wird; dadurch wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass die Prämandibularhöhlen serial homolog mit den Mandibularhöhlen sind, und wenn, wie wir vermuthen durften, die vordersten Theile der Mandibularhöhle oder Blase als Seitentheile

zu den hinteren Partien der Mandibularhöhle gehören, so würden die äußeren Partien der Prämandibularblase selber als Seitentheile zum vorderen resp. Hauptheile der Prämandibularmasse zu rechnen sein. Sind aber die inneren Theile der Mandibularhöhlen den eigentlichen Myotomabschnitten der Urwirbel homodynam, und dürfen die hinteren central liegenden Theile der Prämandibularmasse (zu denen, nach der eben geäußerten Hypothese, ein Theil der den Obliquus superior bildenden Zellen als Seitentheile ursprünglich zu rechnen sind) gleichfalls als homodynam solchen Myotomtheilen angesehen werden, so können wir annehmen, dass auch die innen von den Seitentheilen liegenden Zellmassen der Prämandibularhöhlen ursprünglich Myotomtheile dieser vordersten Mesodermpartien waren, zumal da wir in den jüngsten Stadien ja auch eine mittlere Partie der Prämandibularzellmasse als Chordaanlage ansehen mussten.

So wäre die Möglichkeit gegeben, in der Prämandibularzellmasse eine uranfängliche Differenzirung annehmen zu dürfen, welche in ihr die Anlage all der Gewebe und Organe erkennen ließe, die weiter rückwärts in der Gesammtconstitution des Selachierkörpers die Körperachse, die Muskulatur und den Darmcanal herstellen, und vielleicht würde es dadurch erleichtert, sowohl die aus ihr dauernd hervorgehenden Bildungen in ihrer morphologischen Natur und Herkunft zu verstehen, als auch die beträchtlichen, dem Untergang bestimmten Theile in ihrer ursprünglichen Bedeutung zu würdigen.

Dies erfordert aber eine weitere schrittweise Analyse der Veränderungen, welche die Prämandibularzellmasse bei den *Acanthias*-Embryonen durchmacht. Zunächst habe ich noch darauf hinzuweisen, dass schon bei dem eben behandelten Embryo der vorderste Theil der Prämandibularmasse durch die Infundibulargegend eine Art Einschnürung erfährt, die von den Seiten nach der Mitte zu gerichtet ist; dadurch wird ein vorderer kleinerer aber breiter Abschnitt fast ganz von der größeren und voluminöseren hinteren Partie abgeschnürt (Taf. 9 Fig. 7) und liegt in der Gegend der späteren Nasengruben. Bei anderen Embryonen, die um nichts älter erscheinen, als der eben behandelte, ist dieser vorderste Theil der Prämandibularmasse sogar völlig von dem hinteren getrennt, so dass auch in der Mittelebene kein Zusammenhang mehr besteht (Taf. 9 Fig. 11). Zugleich muss weiter bei diesem Embryo darauf hingewiesen werden, dass mit den Zellen des abgetrennten Stückes der Prämandibularmasse sich jetzt Zellen von den Seiten und von vorn her zu vermischen beginnen, die ganz anderer Provenienz sind, da sie nachweislich die

vordersten Producte der Ganglienleisten bilden, also Zellen theils nervöser, theils mesectodermatischer Natur sind. Es wird sich zeigen, dass es später schwer hält, diese Zellen von den ursprünglich entodermatischen der Prämandibularmasse zu unterscheiden.

Der Embryo XXVI 326 lässt ein mittleres Stadium zwischen den beiden eben erwähnten erkennen: die vordere Partie der Prämandibularmasse ist eben im Begriff, durch den gegen das Ectoderm erfolgenden Druck der Infundibulargegend von dem dahinter liegenden Haupttheil abgeschnitten zu werden; in der That ist dies Abschneiden hier auch schon in der Mittelebene erfolgt, auf den Seiten ist aber die Trennung noch nicht so scharf durchgeführt; da aber die Mesectodermzellen sich schon an dieser Stelle auszubreiten angefangen haben, kann man nicht mehr genau entscheiden, ob die Seitentheile der vorderen Prämandibularmasse noch mit denen der hinteren in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Jedenfalls ist die Trennung beider Abschnitte seitlich geringer als in der Mittelebene, wo auf längerer Strecke die Wandung des Medullarrohres dem Ectoderm dicht anliegt. Der hintere Haupttheil der Prämandibularmasse ist zwischen Infundibulargegend und vorderer Wandung des Entoderms eingeschaltet und gegen beide ziemlich scharf abgegrenzt. Seine Lage ist, der Zunahme der Kopfbeuge entsprechend, allmählich aus der horizontalen in eine schräge, beinahe vertikale übergegangen.

Bei dem Embryo XXVI 283, welcher noch nicht, wie der vorige, eine beträchtliche Anzahl von Mesectodermzellen in die Nachbarschaft der hier behandelten Vorgänge hat gelangen lassen, sieht man, wie die Infundibulargegend gerade die Trennung der vorderen und der hinteren Prämandibularmasse bewirkt, und wie es dabei den Anschein gewinnt, als würden einige Entodermzellen zwischen Medullarrohr und Ectoderm in den Verband des letzteren hineingedrückt. Der Embryo ist nur 2,7 mm lang — und dennoch ist diese Unterbrechung schon durchgeführt. Wir werden sehen, dass ein älterer Embryo, welcher in Horizontalschnitte zerlegt ist, doch eine halbrunde Entodermsäule zwischen Ectoderm und Vorderhirn bis beinahe an den Neuroporus sich erstreckend aufweist, und dürfen hieraus wohl schließen, dass die Entwicklungsphänomene der Prämandibularmasse sich nicht überall gleich abspielen.[1] Bei dem Embryo 283 sieht man

[1] Ich verweise auf die weiter unten folgenden Erscheinungen bei *Torpedo occllata*

sehr deutlich den Zusammenhang der äußersten seitlichen Partien des vorderen und hinteren Abschnittes der Prämandibularmasse, während gleichzeitig nach der Mitte zu dieser Zusammenhang schon aufgehört hat. Es ist wichtig, dies zu constatiren, wegen der Beziehungen dieser seitlichen Partie zu den später auftretenden sog. Anterior head cavities, d. h. den selbständigen seitlichen Blasen der Prämandibularhöhlen.

Schon der nächste Embryo XXVI 328 giebt Gelegenheit, dies Verhältnis näher zu studiren. Bis unter die primäre Augenblase kann man den äußersten seitlichen Theil der Prämandibularmasse verfolgen und gleichzeitig constatiren, dass auf dem ganzen Laufe Mesectodermzellen von oben, unten und außen ihn umgeben. Verfolgt man die Schnitte nach innen, d. h. der Medianebene zu, so kann man wiederum constatiren, dass diese ganze seitliche Partie der ursprünglichen Prämandibularmasse sich zu der sog. Anterior head cavity oder der Platt'schen Kopfhöhle umformt und sich als solche von dem übrigen Körper der Prämandibularmasse abtrennt. Anfänglich bleibt sie freilich noch in Contact mit dem hinteren Haupttheil, aber man sieht schon an diesem Embryo, dass auch hier die Ablösung erfolgen soll. Der dorsal höchst gelegene Theil der Platt'schen Kopfhöhle liegt ungefähr auf der Höhe der später zum Obliquus superior werdenden vordersten Abtheilung der Mandibularhöhlen — es liegt desshalb sehr nahe, diese seitlichen Theile der Prämandibularhöhlen den seitlichen Theilen der Mandibularhöhlen homodynam zu setzen, zumal da sie durchaus mit den Blasen der Mandibularhöhlen in einer Linie aus den Seitentheilen der ursprünglichen Entodermwandung hervorgehen. Dass sie später entstehen als die Blasen der Mandibularhöhlen, ist kein Gegengrund, da das gesammte Mesoderm der Zeit nach von hinten nach vorn entsteht, außerdem aber noch besondere Verhältnisse einen hemmenden Einfluss auf die Entfaltung seiner vordersten Abschnitte ausüben. Was es mit der Platt'schen Kopfhöhle sonst auf sich hat, werden wir weiter unten erfahren. Fast von ihr getrennt, treffen wir nun bei diesem Embryo die eigentliche Prämandibularhöhle in ihrer ersten Differenzirung; man sieht, wie sich ein Lumen vorbereitet, und wie sowohl dorsal, als caudal davon die Wandung sich abrundet und zugleich vorspringt, so dass der Querschnitt einem Kartenherzen gleicht, dessen Spitze nach vorn gelegen ist. Die caudale Vorragung verringert sich auf den medianwärts liegenden Schnitten, und schließlich bekommen wir wieder dasselbe Bild, das uns schon der vorige

Embryo aufwies: eine mittlere Platte zwischen Infundibulargegend und Vorderdarm, aus welcher caudalwärts die Chorda hervorgeht. Distinctere Gliederung dieser Platte ist noch nicht nachgewiesen, obschon eine beträchtliche histologische Differenzirung der die Prämandibularmasse bildenden Zellen nicht zu verkennen ist. Während aber diese Prämandibularplatte mit der Chorda in der Mittelebene durch das Vorderhirn von der vorderen Partie abgeschnitten ist, kann man in dem freien Raum unterhalb des Neuroporus, also in der späteren Olfactoriusgegend, noch die Reste der Prämandibularplatte beobachten, doch machen sie den Eindruck des Zugrundegehens und liegen in lockerem Zustande herum. Außen von ihnen und auch vor ihnen lassen sich die vordersten Mesectodermzellen erkennen (Taf. 9 Fig. 12).

An dem Embryo XXVI 292 ist die Bildung der Platt'schen Kopfhöhle schon ganz von dem Zusammenhang mit der eigentlichen Prämandibularhöhle frei. Zugleich aber gewinnt man den Eindruck, dass sie nach vorn kaum noch bis an die Augenblase reiche, und dass die mittlere Partie der Prämandibularmasse, welche als Verlängerung des Entoderms bis zum Neuroporus eine Verbindung zwischen beiden Anterior cavities bildete, hier schon aufgelöst sei. Man findet zwar noch Zellen an der Olfactoriusgegend zwischen Neuroporus und Infundibulum — aber diese Zellen machen den Eindruck ausschließlich mesectodermaler Herkunft und stehen mit den dorsalen Partien der Ganglienleisten des Vorderhirns, dicht vor dem Neuroporus in Zusammenhang. Sie umgeben die Platt'sche Höhle wie schon bei früheren Embryonen und stehen auch in Zusammenhang mit dem Mesectoderm des Mandibularbogens. An dem Haupttheile der Prämandibularmasse erkennt man an diesem Embryo noch eine basale Partie, welche ihren ursprünglichen Charakter als vordere Verlängerung des Entoderms, d. h. des eigentlichen Vorderdarmes, noch durch innigeren Zusammenhang mit der Wandung des Munddarmes zu erkennen giebt; es sind aber nur 3 oder 4 Schnitte der Medianebene, die diesen Zusammenhang erkennen lassen, auf allen übrigen ist eine deutliche Scheidung zwischen Prämandibularmasse und Darm durchgeführt.

Bei dem Embryo XXVI 246 (Taf. 10 Fig. 1 und 2) sehen wir die Platt'sche Höhle genau wie die übrigen Kopfhöhlen eine epithelartige Wandung und ein in die Länge gezogenes Lumen gewinnen, ja wir können sogar schon schwache Andeutungen einer Theilung derselben in mehrere hinter einander liegende Abschnitte

erkennen. Bei dem Versuche aber, diese Abschnitte ihrem morphologischen Werthe nach richtig zu deuten, müssen wir vor allem nicht vergessen, dass der Längsdurchmesser dieser vordersten aller Kopfhöhlen ursprünglich parallel der Längsachse des Körpers lag, dass die jetzige schräge Lagerung des ganzen Gebildes durch die Kopfbeuge verursacht ist, dass somit die vordere Wandung ursprünglich dorsal lag, und die hintere ventral. Dieses Umstandes eingedenk zu bleiben, ist besonders wichtig bei der Betrachtung der späteren Umwandlungen, die die Platt'sche Höhle erleidet — auch wegen der Homologa derselben, die wir bei anderen Selachiern finden. Übrigens sieht man auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos die langen Platt'schen Höhlen von immer zahlreicher werdenden Mesectodermelementen umgeben.

Bei Embryo 246 und 247 hat man nun besonderen Anlass, das Stück der Prämandibularmasse, welches zwischen Vorderdarm und Infundibulum liegt, unter dem Gesichtspunkte seiner genetischen Herkunft einer morphologischen Bestimmung zu unterwerfen, wie sie zwar mehrfach in der Litteratur ausgesprochen, aber noch nie so motivirt ward, um hinreichend gestützt zu erscheinen. Es wird Niemand entgehen, dass die bisher fast nur durch anscheinend unbestimmte und undifferenzirte Entodermzellen gebildete Masse schließlich doch auch eine Art von epithelialer Structur ihrer Wandungen und entsprechende Lumina zu erkennen giebt, die noch dadurch bemerkenswerther werden, dass sie durch Querwände unterbrochen sind, die eine Art von Gliederung andeuten. Auf Taf. 10 Fig. 2—9 habe ich Schnitte abgebildet, welche die Beschaffenheit dieses Theiles der Prämandibularmasse erkennen lassen. Man sieht, dass die Platt'sche Höhle mit dem vordersten, resp. bei jetziger Lagerung ventralsten Theile derselben in Zusammenhang gestanden hat, während die hinteren, resp. jetzt dorsaleren Theile, an welche sich die Chorda anfügt, ohne Beziehung zu ihr bleiben, dagegen einen Zusammenhang, wenn auch nur leichter und offenbar vorübergehender Natur, noch mit den inneren Theilen der Mandibularhöhle erkennen lassen. Wie wir oben auf pag. 122 sahen, steht aber der vorderste Theil der Mandibularhöhle, d. h. der spätere Obliquus superior, in den Anfangsstadien von $1^1/_2$—2 mm Länge in Beziehung zu diesen hinteren medianen Theilen der Prämandibularmasse; letztere aber bildeten den homodynamen Abschnitt der auf sie folgenden Myo- und Sclerotomabschnitte des hinteren Theiles der Mandibularhöhle:

so gehen wir also wohl nicht fehl, wenn wir den dorsalen Theil des Mittelstückes der Prämandibularmasse, welcher auf Taf. 10 Fig. 5—7 abgebildet ist, als Umwandlung eben dieser Myo- und Sclerotomtheile des Obliquus superior ansehen und so eine bestimmte Auffassung des morphologischen Werthes jenes bisher räthselhaften Stückes, welches die Prämandibularhöhlen beider Antimeren in der Medianebene verbindet, gewinnen. Seine basale Partie darf man mit ziemlicher Sicherheit als den letzten Rest der entodermalen Wandung des zu Grunde gehenden vordersten Stückes des Darmcanales ansprechen, seine mittleren resp. vorderen und oberen Zellen als Reste der nicht mehr zur Ausbildung gelangenden Chorda, alles Übrige aber als mehr oder weniger verschmolzene Reste vorderster Urwirbel.

Mit diesen Auffassungen ausgerüstet, wollen wir nun die weiteren Evolutionen der Prämandibularmasse verfolgen.

Bei dem Embryo XXVI 131 von etwa 5,5 mm Länge ist die Platt'sche Kopfhöhle noch als lange, schräg von der Mandibularhöhle bis unter die Augenblase verlaufende, von epithelartigen Wandungen umgebene Bildung zu erkennen (Taf. 10 Fig. 23). Sie ist aber völlig getrennt von der eigentlichen Prämandibularhöhle, welche unter und hinter ihr als ballonartige Blase beginnt, deren Wandungen nicht mehr, wie bisher, ein geradliniges Dreieck bilden, sondern gerundet und gewölbt erscheinen. Aus den kleinen herzförmigen Bildungen, als welche die Prämandibularhöhlen zuerst erscheinen, beginnt sich also jetzt eine jener Vorderkopfblasen zu formiren, wie sie für diese Periode des Embryonallebens charakteristisch sind. Näher der Medianlinie zeigt sich diese Blase aber durch eine von der vorderen nach der hinteren Seite ausgespannte Querwand in einen oberen und unteren Hohlraum gespalten; diese Membran geht aber bald wieder verloren, und nach der Mitte zu ist die Höhle wieder eine einzige; ihre hintere Wandung freilich ist von einer doppelten Zellreihe gebildet, an welche sich die stark gebogene Chorda ansetzt. Schon bei dem vorigen Embryo sahen wir die Theilung des mittleren Stückes der Prämandibularmasse durch Querwände: vielleicht bezieht sich dieselbe auf die letzten Reste der hier zu Grunde gehenden Metamerisation, und man darf in den verschiedenartig gestalteten Hohlräumen und Wandungen dieses verbindenden Mittelstückes der Prämandibularhöhlen vielleicht auch von der Mandibularhöhle getrennte Urwirbelreste erblicken. Dass diese Auffassung aber »kein leerer Wahn« sei, dafür giebt es noch weitere Indizien,

die ich hier anschließen will, wenn sie auch die Darstellung der Sagittalschnitte unterbrechen, durch Beschreibung des Befundes, den Horizontalschnitte von 4—5 mm aufweisen.

Embryo XXVI 244 ist 4,5 mm lang. Verfolgt man seine Horizontalschnitte von der Horizontalebene an, auf welcher die Occipitalsomite und die Chorda getroffen sind, so sieht man um die letztere herum Mesenchymzellen in nicht allzu dichter Masse, aber ohne irgend welche Gliederung sich lagern; daneben folgen die Urwirbel, deren innere Wandung schon sehr deutliche Muskelfasern gebildet hat, während die äußere noch als einfache Epithelwandung erscheint. Die Chorda ist zwischen den Occipitalsomiten beträchtlich breit — bildet beinah die Hälfte der ganzen Körperbreite, aber nach der Ohrblase zu fängt sie an, sich sehr zu verschmälern; um so breiter aber wird die neben ihr liegende Schicht der Mesenchymzellen, zu deren Zunahme die Auflösung der inneren Lamellen der vorderen Occipitalsomite beiträgt, aus denen keine Muskelfasern mehr gebildet werden, während von den äußeren Lamellen noch deutliche Stücke erhalten bleiben. So findet man die Situation auch vor der Ohrblase, wo ja auch Somite zu Mesenchym sich auflösen, auch an denjenigen Partien der III. Kopfhöhle der Autoren, aus der der hintere Theil des Rectus externus gebildet wird. Da aber diese Somite die Umgestaltung zu einer Blase mitmachen, so sieht man die innere Lamelle weit von der äußeren getrennt; von ihr aus aber geht die Production der Sclerotomzellen über der Wandung der Aorta bis dicht an die Chorda heran und über sie hinaus auf die Seiten des Medullarrohres. Die weiter ventralwärts folgenden Schnitte treffen nun bald den Anfang der Kopfbeuge, und damit erscheint der Kopf nicht mehr horizontal, sondern schräg getroffen. Auch die Chorda erscheint nun als ein Oval; die seitlich liegenden vorderen Theile der III. Kopfhöhle sind etwas nach außen gerichtet, von ihrer inneren Lamelle aber gehen nach wie vor die Sclerotomzellen an die Chorda und weiter dorsal — oder jetzt frontalwärts — um die Seiten des Medullarrohres herum. Je weiter ventralwärts die Schnitte vordringen, um so bestimmter sieht man diese Sclerotomzellen von der inneren Lamelle der III. Kopfhöhle eine Art Brücke zur Chorda bilden, die dicht über dem Querschnitt der beiden Aorten sich findet und manchmal dichter, manchmal lockerer erscheint, bis dicht vor dem Beginn oder schon gleichzeitig mit dem Auftreten der hintersten Partie der Mandibularhöhlen eine noch unaufgelöste Partie der ursprünglichen Somitwandung von der Höhle der III. Kopfhöhle

diese Brücke zur Chorda bildet. Hieraus und durch den Vergleich mit jüngeren Stadien, ergiebt sich, dass diese Sclerotommassen aus der Auflösung der vorspringenden inneren Partien der Somite hervorgehen, wie denn auch diese celluläre Brücke von der Spitze der III. Kopfhöhle mit einer ganz gleich gebildeten vom hinteren Theile der Mandibularhöhlenwandung sich verbindet und als ein Zellenstrang zur Chorda sich spannt. Die Schnitte fallen jetzt für den Vorderkopf fast ganz transversal aus: die Chorda liegt als runde Scheibe, die nun schon sehr viel schmaler — kaum halb so breit, als zwischen den Occipitalsomiten — ist, über den beiden Aorten, die mit ihren inneren Wandungen sich berühren, um demnächst zum Sinus cephalicus zu verschmelzen; und die beiden Mandibularhöhlen liegen, gleichfalls quer getroffen, auf beiden Seiten; ihre inneren Wandungen sind beträchtlich dicker als die äußeren, und von ihrer Mitte gehen die Brücken zur Chorda. Wir wissen aus früheren Darstellungen, dass aus diesen mittleren Partien der inneren Lamellen der Mandibularhöhlen die Muskelfasern hervorgehen, welche den vorderen Theil des Rectus externus hergeben: wir haben also auch dadurch den Beweis, dass diese Brücken der inneren Partie denjenigen Somiten entsprechen, welche zur Bildung der Mandibularhöhlen sich verbunden haben. Verfolgen wir nun die Schnitte noch weiter ventralwärts (Taf. 10 Fig. 10—22), so werden diese Brücken immer deutlicher und voller, zeigen aber zugleich mehrfach den Charakter der Auflösung, so dass man annehmen möchte, sie seien nicht an allen Stellen gleich stark angelegt worden — was sich ja auch schon an den jüngsten Stadien auf Querschnitten bemerken ließ. Allmählich erlangt auch die Chorda wieder einen größeren Durchmesser, zugleich aber lassen ihre Zellen einen weniger specifisch differenzirten Charakter erkennen, mehrere von ihnen zeigen sogar einen deutlichen Zerfall an; schließlich tritt dicht neben der Chorda die compacte Zellmasse der Prämandibularmasse auf, innerhalb deren hinterer Wandung die Chorda als distincte Bildung nicht mehr zu unterscheiden ist. Die Mandibularhöhlen aber nehmen ihren Fortgang, indess erscheint die innere Lamelle nicht mehr durch eine Brückenbildung mit der Prämandibularzellmasse in Beziehung, nur an der oberen inneren Rundung erkennt man noch einige mehr cylindrische Wandungszellen, welche wohl ihre Umwandlung zu Muskelfasern vorbereiten. Die Zellbrücke hingegen, welche sich zwischen Chorda und vorderen Theilen der Mandibularhöhlen vorfinden sollte, müssen wir nun in der bald eine sehr große Breite

erreichenden Prämandibularzellmasse suchen, welche nach wenigen Schnitten erst ein mittleres, von epithelartig aufgebauten Wandungen umgebenes Lumen aufweist, danach aber zwei seitliche, ähnlich umwandete Blasen producirt, welche unterhalb der letzten Ausläufer der Mandibularhöhlen sich an die mittlere Partie anschließen. Diese seitlichen Blasen bilden den Anfang der eigentlichen, Prämandibularhöhlen genannten Bildungen: sie entstehen durch die Umwandlung der äußeren Partien der breiten Prämandibularzellmasse, die wir bei Embryonen von 2 mm Länge kennen lernten, und liegen da vor den Abschnitten der letzteren, aus denen die vordersten Partien der Mandibularhöhlen hervorgehen; durch Abspaltung von ihnen und der vor ihnen liegenden Theile der Prämandibularzellmasse entstehen dann die Elemente der vordersten Kopfhöhlen, d. h. der Anterior head cavities der Miss Platt, welche bei dem vorliegenden Embryo erst auf Schnitten in die Erscheinung treten, auf denen die vordersten Theile der Mandibularhöhlen schon verschwunden sind. Sie reichen dann freilich auch viel weiter nach vorn als die eigentlichen Prämandibularhöhlen: ihr Ende kann dicht vor dem Beginn der primären Augenblasen noch wahrgenommen werden, wo sie von oben, außen und unten von Mesectodermzellen umgeben werden. Die eigentliche Prämandibularplatte lässt sich aber bei diesem Embryo nicht weiter wahrnehmen, als bis unter die Infundibulargegend; ein mittlerer Entodermfortsatz, wie er bei dem Embryo XXVI 328 noch zu erkennen war, existirt hier nicht mehr: die entsprechenden von Anfang an bis an den Neuroporus reichenden Zellen sind zu Grunde gegangen, nachdem sie ihr Zellmaterial zur Bildung der vordersten Kopfhöhlen abgegeben hatten. Ebenso wenig sieht man noch eine Spur der anfänglich gleichfalls bis an den Neuroporus reichenden Chorda bildenden Zellen: sie sowohl wie das eigentliche Entoderm gehen zu Grunde; erst viel später — wie wir nachher sehen werden — gehen die vordersten Kopfhöhlen zu Grunde, und noch später geht das mittlere, die Prämandibularhöhlen beider Seiten verbindende Mittelstück, die Zwischenplatte, zu Grunde. Diese Entwicklung aber verfolgt sich am besten wiederum auf Sagittalschnitten, welche ich nun weiter verfolgen will.

Zunächst schließe ich den Embryo XXVI 249 von 6,3 mm Länge hier an, bei welchem die Kopfbeuge bis zur Herstellung einer spitzwinkligen »Mundbucht« gediehen ist, die indess, wie bereits bemerkt, keine Mundbucht im wahren Sinne ist: der Durchbruch der eigentlichen Mundöffnung ist eben erst in Vorbereitung. Die Kopfhöhlen

zeigen sich bei diesem Embryo als große, ballonartige Blasen; an dieser Blasenbildung betheiligen sich auch beide Prämandibularhöhlen und die noch über und vor ihnen liegende lange Platt'sche Kopfhöhle, deren Wandungen sich zu einer beträchtlichen Dicke herausgebildet haben und stärker erscheinen, als diejenigen der eigentlichen Prämandibularhöhlen. Man sieht sehr deutlich, wie die vorderen Hälften derselben sich gegen die Mittelebene des Kopfes convergirend verhalten, aber natürlich nicht zusammentreffen, da sie durch die Vorderwand der Infundibulargegend getrennt bleiben; sie enden vor der Augenblase, umgeben von Mesectoderm. Wichtig ist, an diesem Embryo die mediane Verbindung der Prämandibularhöhlen zu studieren: sie enthält mehrfache, unregelmäßige Hohlräume, welche durch gleichfalls unregelmäßige Querwände hergestellt werden — von ihnen geht ein Fortsatz gegen den Mandibularschlauch aus, der aber nicht mit demselben direct verschmilzt. Wo die Chorda mit dieser mittleren Partie in Berührung steht, ist der Hohlraum sehr verringert, Vorder- und Hinterwand berühren sich fast und ventral steht ihre Wandung sowohl mit dem obersten Winkel des Mundentoderms in Zusammenhang, wie sie auch das Ectoderm berührt, das hier den tiefsten Bogen der Kopfbeuge bildet, aber noch nicht zu einer specifischen Hypophysenbildung gelangt ist. Dass diese Berührung keine zufällige ist, wissen wir aus der vorhergegangenen Entwicklung: ging doch das eigentliche Entoderm, aus dessen dorsalen Theilen die Prämandibularmasse hervorging, mit seiner ventralen Wandung am Ectoderm entlang bis zum Neuroporus; die Berührung an dieser Stelle der eingebogenen Kopfbeuge ist davon die letzte Spur!

Auf den folgenden Stadien, deren ich freilich nur bis zur Größe von 11 mm besitze, lässt sich verfolgen, dass alle Kopfhöhlen an Umfang noch zunehmen, so auch die Prämandibularhöhlen und die Platt'sche Kopfhöhle. Freilich hat man Gelegenheit, jetzt zu beobachten, dass diese »vorderste« Kopfhöhle nicht mehr die vorderste bleibt, sondern von Theilen der eigentlichen Prämandibularhöhlen nach vorn überragt wird. Von Hause aus lag sie ja parallel der Körperachse neben dem vordersten Theil des Entoderms, das bis zum Neuroporus sich ausdehnte; dann trat Hirn- und Kopfbeuge ein, und damit ward aus ihrer anfänglich horizontalen Lage eine schräge. Immerhin blieb sie noch die »vorderste« Kopfhöhle, denn die mittleren Theile der Prämandibularmasse lagen hinter der Infundibulargegend, die vorderste Kopfhöhle daneben und davor. Dann ging das

vorderste Stück des eigentlichen Entoderms zu Grunde, die von ihm ausgegangenen Mesodermtheile, eben die PLATT'schen Kopfhöhlen, blieben hinter den primären Augenblasen liegen, aber vor den äußersten, jetzt als Blase sich bildenden Theilen der Prämandibularhöhlen. Je größer aber nun bei zunehmender Kopfbeuge die letzteren wurden, um so mehr drängten sie die immer senkrechter sich stellenden PLATT'schen Kopfhöhlen auf ihre Außenseite; letztere erlangten aber gleichfalls die Blasengestalt, wodurch bewirkt ward, daß die äußere Wandung der Prämandibularhöhlen sich vorn und hinten um sie herumlegte, so dass auf gewissen Schnitten drei Hohlräume neben oder vor einander sich einstellten, deren mittlerer zur PLATT'schen Kopfhöhle, der vordere und hintere aber zur Prämandibularhöhle gehörten (Taf. 13 Fig. 5 u. 6). Da aber die Prämandibularhöhlen als Blasen ballonförmig erscheinen, so legten die PLATT'schen Kopfhöhlen sich um die runde äußere Wandung derselben in gleichfalls gekrümmter Gestalt herum, und so findet man die dorsale und die ventrale Partie derselben näher der sagittalen Mittelebene als die mittleren. Wie schon gesagt, besitze ich keine *Acanthias*-Embryonen zwischen 11 und 23 mm Länge, kann also an ihnen nicht constatiren, welche Umwandlungen die PLATT'schen Kopfhöhlen durchmachen, ehe sie sich gänzlich rückbilden, was nach dem einstimmigen Zeugnis früherer Autoren — HOFFMANN, Miss PLATT und NEAL — der Fall sein soll. Ich kann nur darauf verweisen, dass bei *Galeus canis* gleichfalls ein Zugrundegehen der PLATT'schen Kopfhöhlen Platz greift, und aus den Darstellungen der Entwicklung der Prämandibularmassen der übrigen Selachier lässt sich erschließen, dass nirgends dauernde Bildungen aus den PLATT'schen Kopfhöhlen und ihren Homologis hervorgehen. Was sie aber bei den Vorfahren der Selachier bedeutet haben mögen, darüber gedenke ich weiter unten und in den später zu publicirenden Studien mich auszusprechen.

Die mittlere Partie der Prämandibularmasse zeigt sich bei *Acanthias*-Embryonen von 11 mm in den Process der Blasenbildung hineingezogen, so dass sie gleichfalls ihren Umfang vergrößert hat. Die früher beschriebenen Querwände, durch welche das Lumen gegliedert erschien, sind noch vorhanden, aber offenbar in Rückbildung begriffen: dicht neben der Stelle, an welcher die gleichfalls stark in Rückbildung begriffene Chorda sich ansetzt, erkennt man ihre letzten Spuren.

Ich könnte nun hiermit meine Darstellung dieser Bildungen bei *Acanthias* schließen, hätte ich nicht noch einige Angaben HOFFMANN's

zu besprechen, welche zu Missverständnissen Anlass geben könnten, zumal da Hoffmann den Verhältnissen der Prämandibularhöhlen die eingehendste Darstellung zu Theil werden lässt. Hoffmann beschreibt auf pag. 253 seiner Arbeit die vordere Partie der Prämandibularzellmasse, welche durch die Einsenkung des Infundibulum von der hinteren, den eigentlichen Prämandibularhöhlen mit der Zwischenplatte, abgedrängt und abgetrennt wird und nur in ihren seitlichen Theilen, den eigentlichen Platt'schen Kopfhöhlen, mit dieser hinteren Partie in Zusammenhang bleibt. Die axiale, mittlere Partie dieses vorderen Stückes des »Urdarmes« lässt Hoffmann eine ähnliche Rolle spielen, wie es die Zwischenplatte für die eigentlichen Prämandibularhöhlen spielt, indem er sagt: »es bilde die Brücke, durch welche das in Rede stehende Ursegment« (d. h. die Platt'sche Höhle) »der einen Seite vor dem Gehirn mit dem der anderen Seite zusammenhängt, ähnlich wie der erste palingenetische oder präorale Somit der einen Seite vor der Darmhöhle mit dem der anderen in Verbindung steht, nur mit dem Unterschiede, dass wir es hier mit einem Canal und dort mit einem lockeren Zellstrang ohne Lumen zu thun haben«. Nach den Betrachtungen, die weiter oben über die morphologische Bedeutung der Zwischenplatte angestellt wurden, scheint es kaum zulässig, eine solche Parallelstellung mit den mittleren resp. axialen Zellresten der vorderen Partie der Prämandibularmasse anzunehmen; dagegen möchte ich auf die Darstellung der Verhältnisse bei *Torpedo ocellata* und derjenigen Bildung verweisen, die ich dort als Chiarugi'sche Blase behandle, mit welcher eher eine Berührung stattfinden dürfte.

Zugleich aber möchte ich einen anderen Punkt hervorheben, der Hoffmann zur Zeit, als er seine Arbeit schrieb, noch nicht geläufig sein konnte: die Betheiligung des Mesectoderms an der zelligen Umgebung der Platt'schen Kopfhöhlen. Und dieser Hinweis ist um so wichtiger, als, wie schon Neal betont hat, Hoffmann auch von einer Fortsetzung der Prämandibularhöhlen in den Kieferbogen spricht (l. c. pag. 261), dieselbe sogar abbildet. Neal hebt mit Recht hervor, dass Hoffmann die Mesectodermpartie des Kieferbogens für eine Verlängerung der Prämandibularhöhle angesehen habe, wie ganz klar aus den Unterschieden hervorgehe, welche Hoffmann zwischen diesem Zellstrange und den eigentlichen Seitenplattenbildungen anerkennt. Diese Mesectodermmassen finden sich aber, wie wir in der 22. Studie sahen, in allen Visceralbögen in ihrer ganzen Ausdehnung und kommen auch längs der Platt'schen Kopfhöhle vor, wo sie

unter Anderem auch für eine mediane Verbindungsbrücke gehalten werden könnten.

b. *Scyllium canicula.*

Die bei *Acanthias* in fast lückenlosem Zusammenhange beobachteten Verhältnisse, durch welche uns Analogie und Zusammenhang der Gliederung des Mesoderms im Vorderkopf mit den Zuständen des Mesoderms im Hinterkopf und Rumpf deutlich wird, finden wir in ähnlicher Art wieder bei beiden Species der Gattung *Scyllium*. Da ich aber nicht ebenso zahlreiche 1—2 mm messende Embryonen beider, in Querschnittserien zerlegt, zu meiner Verfügung habe, so beschränke ich mich auf die nachfolgenden Angaben zunächst von *Scyllium canicula*.

Bei einem in Qerschnitte zerlegten Embryo von 1,7 mm Länge (XVI 812) sehen wir die Medullarwülste zwar schon aufgerichtet, aber doch noch nirgends geschlossen, am Kopf sogar erst in einer eben beginnenden Aufrichtung. Auf dem 16. Schnitt nach dem Beginn der Entodermkuppe tritt das Darmlumen auf; vorher aber erkennt man schon auf allen Schnitten mehr oder weniger deutlich die obere Mesodermschicht als in etwas von den darunter liegenden eigentlichen Darmzellen verschieden. Nach weiteren 5 Schnitten beginnt die erste seitliche Flügelbildung der Mandibularhöhle, welche, zunächst ohne Lumen in diesen seitlichen Ausbreitungen, doch auf das deutlichste ihren Zusammenhang mit der oberen Schicht des Entodermrohres erkennen lässt. Die Anlage des mittleren Chordaabschnittes ist auf einigen Schnitten bestimmter, als auf anderen; eine deutliche Differenzirung des mittleren und der beiden seitlichen Abschnitte erkennt man erst auf dem 30. Schnitt vom Beginn der Entodermkuppe gerechnet. Gleichzeitig sieht man auf diesem Schnitte den Beginn des Spaltes resp. Hohlraumes in den seitlichen Flügeln der Mandibularhöhle. Nach wenigen Schnitten (9 oder 10) fängt schon die Lostrennung der Flügel von dem Chordaabschnitte an, und nur auf diesen wenigen Schnitten kann man auch hier beobachten, dass einige der Zellen, welche auf den vorderen Schnitten inniger mit der Chordaabtheilung verbunden erscheinen, auf den hinteren Schnitten von der Chordazellmasse sich ablösen und in den Verband der sich loslösenden Mandibularzellmasse übergehen, deren innerer Winkel sich dadurch verlängert und in den weiter caudalwärts liegenden Regionen als eigentlicher Urwirbelabschnitt erscheint.

Embryo XXXVII 574 misst 2,2 mm und ist in Horizontalschnitte zerlegt. Da er schon eine sehr deutliche Hirnbeuge erkennen lässt, so sind die durch den Vorderkopf gehenden Schnitte so schräg, dass man sie fast als Querschnitte ansehen kann. An diesen Schnitten kann man wiederum verfolgen, wie die vorderen Abschnitte der Mandibularhöhle sich von den mit der Chordaanlage verschmolzenen Elementen des Mesoderms ablösen. Caudalwärts davon gewinnt die Mandibularhöhle auf ihrer proximalen Seite einen immer spitzer vorspringenden Zipfel, der neben der Chorda liegt und offenbar aus eben den Zellen gebildet wird, die frontalwärts mit der Chorda und nicht mit der Mandibularhöhle in Zusammenhang bleiben, und aus denen später, beim Eintritt der Kopfbeuge und nach der Knickung des vorderen Chordaendes, die basalen Theile der Prämandibularzellmasse hervorgehen und die sog. Zwischenplatte bilden, welche durch ein gemeinsames Lumen die Prämandibularhöhlen beider Seiten eine Zeit lang verbindet. Bei dem vorliegenden Embryo erweitert sich dann die Prämandibularzellmasse nach beiden Seiten zwischen dem Boden des Vorderhirns und dem Ectoderm zu den Flügeln genau in derselben Weise, wie bei *Acanthias*, und bildet die Platt'sche vorderste Kopfhöhle, welche aber bei *Scyllium* viel weniger ausgeprägt erscheint, als bei *Acanthias*. So findet man bei einem Embryo von 3.5 mm Länge (XXXVII 565), der in Sagittalschnitte zerlegt ist, eine vorderste Kopfhöhlenzellmasse, welche in gerader Linie die Fortsetzung der Mandibularhöhle und der III. Kopfhöhle der Autoren darstellt, weil die Kopfbeuge noch nicht so weit vorgeschritten ist, dass die Prämandibularhöhle in eine schräge, wenn nicht senkrechte Lage zur Längsachse des Körpers geräth. Nähme die Kopfbeuge in späteren Entwicklungsstadien nicht zu, und ginge die Zellmasse der vordersten Kopfhöhle nicht zu Grunde, so würde letztere, zu Muskelfasern umgebildet, vielleicht den vordersten Abschnitt des M. rectus externus oder eine Verlängerung des Obliquus superior bilden, vorausgesetzt, dass dessen spätere Wanderung unterbliebe. Jedenfalls beweist uns aber diese ursprüngliche Lagerung der vordersten Kopfhöhle, dass einstmals wesentlich von den jetzigen abweichende Verhältnisse am Vorderkopf bestanden haben müssen, die wir zu erschließen haben.

Dass auch bei *Scyllium canicula* eine Mesectodermmasse die vorderste Kopfhöhle umgiebt, will ich nur kurz erwähnen; von ihrer morphologischen Bedeutung wird später gehandelt werden.

Bei Embryonen von 5 mm Länge, wie XXXVII 480, bemerkt

man folgende Gestaltung der Prämandibularhöhle. Der Embryo ist sagittal geschnitten, die Kopfbeuge so weit gediehen, dass die spätere Hypophysisgegend als abgerundete Einbuchtung erscheint, die etwas tiefer als breit ist. Die Mandibularhöhle ist ein großer Ballon; zwischen ihr und dem Augenstiel trifft der Schnitt die ersten Spuren der Prämandibularhöhle; dieselbe stellt sich als zackige unregelmäßige Wandung der vorderen, oberen Blase, d. h. also der »anterior head cavity« dar, an der auf diesem Schnitt freilich noch kein Lumen zu erkennen ist, das aber sofort auf dem nächsten Schnitt erscheint. Zugleich erscheint aber auch die äußere Wandung der unteren, eigentlichen Prämandibularhöhle, beide aber von einander getrennt. Diese Trennung besteht auch noch auf dem nächsten Schnitt: die obere Blase ist schärfer conturirt, die untere zeigt noch nicht das Lumen, welches erst auf dem folgenden Schnitt zum Vorschein kommt und nicht einfach rund, sondern herzförmig ist, mit Einstülpung der hinteren Wandung. Das Lumen der oberen Blase ist auf diesem Schnitt bereits verschwunden, ihre hintere Wandung aber ist unregelmäßiger Weise mit der Wandung der unteren Blase verbunden und setzt sich als unregelmäßige lockere Zellmasse bis unter die Augenblase fort — offenbar also eine abgeblasste Recapitulation der anterior head cavity, an der nur noch das dorsalere Stück einen wirklichen Hohlraum bildet. Aber schon der nächste Schnitt zeigt als eine weitere Differenzirung eine kleine runde Blase über der unteren Blase und mit ihr in Wandungszusammenhang — diese kleine Blase erscheint also als ein beiden größeren Blasen gleichmäßig zugehöriges Stück und erinnert durchaus an die kleine Blase, welche weiter unten von *Seymnus* beschrieben werden wird. Die eigentliche Prämandibularhöhle, also die untere Blase, setzt sich nun auf den weiteren medianwärts fallenden Schnitten caudalwärts in eine niedrige, aber bis in den Mandibularbogen sich erstreckende Höhle weiter fort und erweckt durchaus den Eindruck, als ginge sie mit ihren Wandungen in dem Mandibularschlauch auf. Doch ist das nicht der Fall, vielmehr scheint nur ein Contact der Wandungszellen zwischen Mandibular- und Prämandibularzellen hier stattzufinden; im Übrigen sind es lose Mesectodermzellen, welche einen solchen Zusammenhang vortäuschen. Das Lumen dieser niedrigen Fortsetzung der Prämandibularhöhle nimmt aber auch bald ein Ende, ihre Wandung setzt sich lumenlos bis an die Zwischenplatte fort, die nun aber wieder ein kleines Lumen aufweist, dessen Wandung ringförmig auf mehreren Schnitten sich bis zur Medianebene

verfolgen lässt, wo die Chorda von hinten und oben her in dieselbe einmündet. Durchaus ähnlich ist die Prämandibularhöhle in dem anderen Antimer gestaltet.

Etwas abweichend erscheint Embryo XXXVII 483, von 5,5 mm Länge, sagittal geschnitten. Zwar finden sich gleichfalls zwei obere Blasen, die ich als Divertikel der größeren unteren bezeichnen möchte, da sie durch ihre Wandungen in Zusammenhang mit ihr stehen; auch geht eine unregelmäßig gestaltete lockere Zellmasse von ihnen nach vorn bis unter den Augenstiel, aber die untere Blase, die eigentliche Prämandibularhöhle, ist größer und zeigt keine weitere Gliederung, geht vielmehr mit ihrem Lumen direct in das der Zwischenplatte über, welche wiederum durch ihre Wandungen mit dem Schlauch der Mandibularhöhle zusammenzuhängen scheint. Nach der Mittellinie zu verstreicht das Lumen der Zwischenplatte, öffnet sich aber wieder gerade in der Mittellinie, wird durch eine Querwand getheilt, so dass ein vorderer und ein hinterer Theil entsteht, mit welch letzterem die Chorda in Verbindung steht. Die Kopfbeuge ist schon ziemlich spitzwinklig geworden, und der Hypophysisgegend sitzt die Zwischenplatte eng verbunden auf. Auf der anderen Seite ist auch bei diesem Embryo eine fast gleiche Anordnung der Prämandibularhöhle zu finden.

Keine wesentlichen Verschiedenheiten weist der 5,5 mm lange, sagittal geschnittene Embyro XXXVII 477 auf. Eine größere untere Blase mit zwei darüber gelegenen kleineren, die aber schärfer begrenzt sind, als bei dem vorigen Embryo, während die nach vorn bis unter den Augenstiel reichende Zellmasse sich nicht mit irgendwelcher Bestimmtheit aus dem Gewirr von Mesenchymzellen aller Art, das sich dort findet, unterscheiden lässt. Die Zwischenplatte geht wiederum als niedriger, ziemlich breiter Schlauch von der Prämandibularhöhle zur Medianebene hin, wo sie als ovale Blase zu sehen ist, welche mit der Chorda an ihrer hintersten Peripherie zusammentritt, im Übrigen aber mit der ectodermalen Kopfbeuge in die übliche Anlagerung tritt. In dem anderen Antimer ist als Abweichung zu erwähnen die Verschmelzung der oberen beiden kleineren Blasen zu einer gemeinsamen Höhlung, die aber noch eine halbe Quertheilung auf der inneren Seite bewahrt.

Auf Horizontalschnitten des 6 mm langen Embryos XXXVII 612 erweist sich, dass die oberen kleinen Blasen sich frühzeitig auflösen: man sieht sie noch, erkennt auch, dass ihre Wandungen mit der Haupthöhle in zelligem Zusammenhange standen, aber beides,

Wandungen und zelliger Zusammenhang, ist in Auflösung begriffen. Von einer vorderen Verbindung der beiden unter den Augenstielen endigenden Fortsätze der Mesodermplatten ist aber auch hier keine Spur — nur lose Mesectodermzellen finden sich unter dem Vorderhirn.

Auch bei dem Embryo XXXVII 482 von 6 mm Länge, sagittal geschnitten, sieht man nur noch die Reste einer oberen Blase, die zweite scheint schon völlig aufgelöst zu sein. Die Zwischenplatte weist ihren deutlichen Zusammenhang mit dem vorderen Ende des Entoderms nach und zeigt das vorderste, fast rechtwinklig umgebogene Ende der Chorda mit der hinteren Wandung in Contact. Das Lumen der Zwischenplatte ist in der Mitte am klarsten.

Embryo XXXVII 465, auch von 6 mm Länge, lässt auf beiden Seiten nur je eine obere kleine Blase erkennen, und diese Blasen sind sichtlich in Rückbildung begriffen. Dafür aber ist die Haupthöhle beträchtlich im Umfange angewachsen. Die Zwischenplatte ist einfach oval, ohne Zwischenwände, die Chordaspitze verbindet sich mit ihrem unteren Rande.

Embryo XXXV 1 von 6 mm Länge zeigt auf der einen Seite eine kleine obere Blase in Lumenzusammenhang mit der Hauptblase, auf der anderen scheint die kleinere Blase völlig in der größeren aufgegangen zu sein, letztere ist entsprechend höher in ihrem Durchmesser.

In dieser Weise variirt das Auftreten der vordersten Kopfhöhle (anterior head cavity). Bei älteren Stadien sind die Spuren derselben fast immer völlig verschwunden oder nur in Mesenchymzellen zu finden, die sich nicht mehr als eigne Formation kennzeichnen. Entsprechend größer sind dann aber die Haupthöhlen, deren Höhendurchmesser, so lange wie die kleineren oberen Blasen existiren, wesentlich geringer ist, und deren obere Wandung meist nur auf der Höhe der Mitte der Mandibularhöhle gefunden wird, während in späteren Stadien die beiden Höhlen, die Mandibular- und die Prämandibularhöhle, gleich hoch erscheinen.

Ähnliche Varianten zeigt nun auch die weitere Entwicklung der Zwischenplatte. Bei Embryo XXXV 8 von 10 mm Länge ist dieselbe so klein, dass sie fast nur als ein kleiner Knopf an der Spitze des in Auflösung begriffenen Vorderendes der Chorda erscheint, während Embryo XXXV 7, gleichfalls von 10 mm Länge, sie auf dem Sagittalschnitt der Mittelebene als eine beträchtliche ovale Blase zeigt, an deren hintere, weder obere noch untere, Wandung die

Chorda sich inserirt, während die Hypophysiseinstülpung und die Infundibulumausstülpung ihrer vorderen Wandung dicht anliegen.

Bei dem Embryo XXXVII 760, von 13,5 mm Länge, ist die Zwischenplatte in der Mittelebene bereits so reducirt, dass sie unter der vorderen Abtheilung der Infundibularausstülpung als ganz schmaler, zugespitzt-ovaler Hohlraum zu erkennen ist, welcher nur noch eine Wandung, die hintere, besitzt, während die vordere, gegen das Infundibulum gerichtete bereits aufgelöst und verschwunden ist. Die Chordaspitze ist im spitzen Winkel geknickt und liegt dem Infundibulum dicht an; diese Partie ist aber in völliger Histolyse; man sieht aber noch ihren Zusammenhang mit dem oberen spitzen Winkel der Zwischenplattenwandung, welche demnach eine Umlagerung gefunden hat, die ihren hinteren Winkel zum oberen gemacht hat — worauf auch die starke Knickung der Chorda deutet; diese topographischen Veränderungen sind eine Folge der noch immer fortgehenden Hirnbeuge, welche schließlich ja beinahe einen Winkel von 180° erreicht. Als Variante will ich noch erwähnen, dass Embryo XXXVII 765, von 9 mm Länge, keine Verbindung der Chorda mit der Zwischenplatte aufweist: die Chordaspitze hört vorher mit einer Anzahl histolytischer Elemente auf, die Zwischenplatte liegt frei vor der Hypophysiseinklemmung unter dem Infundibulum.

Als weitere Variante möge noch von Embryo XXXVII 773, der 8 mm lang und in Querschnitte zerlegt ist, mitgetheilt werden, dass auf der rechten Seite zuerst eine kleine Blase getroffen wird, die sich mit ihrer unteren Wandung der Wandung der Haupthöhle anschmiegt. Auf der linken Seite ist diese kleine Blase nicht vorhanden, aber die große Blase ist bedeutend höher, als die der anderen Seite, so dass man wohl glauben darf, die kleinen Blasen seien in dieselbe aufgegangen. Denn während die Haupthöhle der rechten Seite auf einem Schnitte beginnt, der auch die Linsenmitte trifft, wird die Haupthöhle der linken Seite schon angeschnitten, wo die Linse der gleichen Körperhälfte noch gar nicht in die Schnittebene fällt. Auch auf den weiteren Schnitten ist die rechte Haupthöhle breiter als die linke, welche auch an ihrer unteren Wandung eine Divergenz von der der anderen Seite zeigt, in so fern der untere Winkel in zwei Abtheilungen getheilt erscheint, deren vordere mehrere Schnitte tiefer als die hintere reicht.

Die Prämandibularhöhle als solche, also die seitlichen Theile, fangen bei Embryonen von 9—10 mm Länge an, sich ähnlich aus-

zugestalten, wie ich es von *Torpedo*-Embryonen beschrieben habe: die einzelnen Partien der Wandungen verlängern sich, und aus ihnen gehen dann die verschiedenen Ausstülpungen hervor, die sich zu Muskelbäuchen entwickeln.

Die Einzelheiten dieser Umgestaltungen werden aber erst dargestellt werden, wenn zugleich die Verhältnisse der Nerven resp. des vordersten Theils der embryonalen Ganglienleiste mit den Mesectodermbildungen erörtert werden.

c. *Scyllium catulus.*

Von *Scyllium catulus* besitze ich keine in Querschnitte zerlegte Embryonen solcher Entwicklungsstadien, die über die ursprünglichen Beziehungen von Prämandibularmasse und Mandibularhöhle zu einander Aufschluss geben könnten; alle Embryonen von 1—2 mm Länge wurden in Sagittal- und Horizontalschnitte zerlegt, um Anhaltspunkte für die ursprüngliche Gliederung der Occipitalsomite zu gewähren.

Unter diesen finden sich indess auch Stücke, die für die hier behandelten Fragen von Interesse sind. So zeigt z. B. ein Embryo von 2 mm Länge (XXXVI 157), der sagittal geschnitten ist, eine Ausdehnung des Entoderms nach vorn bis dicht an den Neuroporus; daselbst zeigt sich aber kein Lumen; entweder ist es schon rückentwickelt oder überhaupt nicht angelegt. Das Lumen zeigt sich erst unter der Stelle des eben geschlossenen Medullarrohres, die der späteren Infundibulumvertiefung entspricht. Über dieser Partie liegt die mesodermale Verdickung der Entodermwandung, aus welcher später die Prämandibularhöhlen hervorgehen, und welche caudalwärts in die Chorda übergeht. Auch an diesem Embryo kann man wiederum feststellen, dass die vordersten Partien der Mandibularhöhlen auf derselben Querebene liegen, wie die hintere Partie der Prämandibularzellmasse; sie scheinen eben erst von derselben losgelöst zu sein; nur ein Schnitt ist da, welcher keine die beiden Theile verbindende Zellen, sondern nur einige Plasmastückchen zeigt, die jedenfalls den letzten Rest des ursprünglichen Zusammenhanges bilden. Auch die spätere III. Kopfhöhle ist bereits von der deutlich differenzirten Chorda auf 1—2 Schnittbreiten abgerückt und stellt sich als eine aus 2 Zellschichten formirte schmale Platte dar, die nach vorn in Zusammenhang mit den Wandungen der schon ein beträchtliches Lumen besitzenden Mandibularhöhle steht, nach hinten aber

in die sehr deutlichen Urwirbel der Occipitalregion übergeht, deren Gliederung zwar unbestimmt, aber sicherlich nicht die der großen Occipitalsomite von *Pristiurus* oder *Galeus* ist.

Aus diesem Embryo lässt sich also wiederum deduciren, dass die Prämandibularzellmasse und die Mandibularhöhlen nicht einfach hinter einander folgen, sondern sich in einander einzuschieben scheinen. Dass dieses Einschieben aber factisch nur ein Schein ist, der darauf beruht, dass Seitentheile und mediane Abschnitte derselben Mesodermpartien sich von einander lösen, erstere sich mit den auf sie caudalwärts folgenden, letztere mit den ihnen frontalwärts vorausliegenden Theilen zu formalen Einheiten verbinden, lehrte uns die genaue Untersuchung der Querschnitte von *Acanthias*.

Zwei Embryonen von 3—4 mm Länge zeigen Verhältnisse, die sich durchaus an *Acanthias* anschließen. Der erstere (XXXVI 71) lässt erkennen, dass auch bei ihm die Ausdehnung der Prämandibularmasse bis an den Neuroporus reicht; das Lumen des Darmes hat sich aber bereits beträchtlich hinter die Infundibulargegend zurückgezogen, woraus zu schließen ist, dass die vordere Partie der Prämandibularmasse, wenigstens auf ihrer mittleren Partie, sich rückbildende Entodermzellen enthalten muss, die aber nicht, wie bei *Acanthias*, getrennt von den Elementen der seitlichen vordersten Kopfhöhlen sichtbar werden, sondern mit diesen vereint bleiben. Die vordersten Kopfhöhlen resp. das Material, aus dem sie sich bilden sollen, liegen deutlich vor den am meisten vorgeschobenen Partien der Mandibularhöhlen — also den Theilen, aus welchen der Obliquus superior sich bilden wird — und bilden seine directe Fortsetzung nach vorn, so dass, käme es nicht zur Bildung der Kopfbeuge, sondern bliebe das Vorderhirn und Zwischenhirn in derselben Achse wie die übrigen Theile des Medullarrohres, die vordersten Kopfhöhlen sich genau so verhalten würden, wie die III. und Mandibularhöhle — und dass sie wahrscheinlich das Material zu mehreren Somiten in sich enthalten. Da es aber zur Kopfbeuge kommt, und damit die Verengerung des Raumes zwischen Medullarrohrboden und ventralem Ectoderm immer größer wird, so geht zunächst die mittlere Partie der vorderen Verlängerung der Prämandibularmasse zu Grunde, und die seitlichen Theile nehmen eine andere Lagerung an, ähnlich derjenigen bei *Acanthias*, wie wir gleich bei weiter entwickelten Embryonen erkennen werden.

Auf das deutlichste kann man auch bei diesem Embryo wieder

constatiren, dass die vordersten Seitentheile der Mandibularhöhlen mit den hinteren medianen Abschnitten der Prämandibularmasse, aus denen sich der Zwischenstrang aufbaut, in derselben Querebene liegen, also ursprünglich wahrscheinlich zusammengehören.

Ein sonderbares Factum bleibt noch von diesem Embryo zu notiren. An der Stelle, wo die vorderste Partie der Prämandibularmasse endigt, also unterhalb des Neuroporus, zwischen ihm und dem Infundibulum, zeigt das Ectoderm eine Vorwölbung, welche den Eindruck einer Ausstülpung macht, als ob sie durch die Zellen der Prämandibularmasse bewirkt werde. Ich würde dieselbe als etwas Zufälliges ansehen, fände sich nicht an einem anderen Embryo von 4 mm Länge (XXXVI 34) an derselben Stelle eine ganz ähnliche Bildung, die auch an das von CHIARUGI bei Embryonen von *Torpedo ocellata* beschriebene »organo preipofisario« erinnert (Monit. Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 53). Diese auch mir bekannte Bildung der *Torpedo*-Embryonen will ich aber nicht hier erörtern, dazu wird weiter unten die Gelegenheit kommen.

Auf den nun folgenden Entwicklungsstadien von 4 mm Länge an beginnt die Prämandibularzellmasse sich zu Prämandibularhöhlen zu entwickeln. Ich beschreibe zunächst den Embryo XXXVI 78 von 4,2 mm Länge. Bei ihm ist die Kopfbeuge bereits zu einem Winkel von ca. 50° gediehen und die Entwicklung von Mesectoderm sehr beträchtlich. So findet man denn auch, dass die präorale, mittlere Partie der Prämandibularzellmasse bereits im Begriff ist, sich rückzuentwickeln; von beiden Seiten umgeben Mesectodermzellen die vordersten Kopfhöhlenelemente und fassen sie ein wie ein Futteral; wenn man jetzt die Zellmasse zwischen Ectoderm und Vorderhirn prüft, so wird man bemerken, dass zu ihrer Herstellung nur noch wenige entodermale, dagegen zahlreiche mesectodermale Zellen sich zusammengefunden haben. Ich betone das wiederholt, weil von früheren Autoren diese beiden Gewebsingredienzien vermischt wurden, was sehr begreiflich war, so lange die Bedeutung des Mesectoderms nicht hinreichend klar ward. Zu einer deutlich abgetrennten, selbständigen Kopfhöhle, wie bei *Acanthias*, bringt es aber das Zellmaterial der vordersten Kopfhöhle nicht; vielmehr sieht man schon bei diesem Embryo und noch deutlicher bei einigen anderen, dass der hintere, d. h. mehr caudalwärts liegende Theil mit den Wänden, ja sogar mit dem Lumen der eigentlichen späteren Prämandibularhöhle in directem Zusammenhang steht und auch an der Mesenchymwucherung sich betheiligt, welche in gleicher Weise von den dorsalen Wandungen der Mandi-

bularhöhle und besonders von ihren, den Sklerotomen der Rumpf- und Occipitalsomite entsprechenden eigentlichen Urwirbelpartien ausgeht.

Solchergestalt zeigt Embryo XXXVI 82 von 7 mm die Verhältnisse der Prämandibularhöhle und der Platt'schen oder vordersten Kopfhöhle. Verfolgt man die Schnitte von außen nach der Mitte zu, so sieht man, dass zunächst die eigentliche Prämandibularhöhle niedriger ist, als die hinter ihr folgende Mandibularhöhle; nach einigen Schnitten macht sich aber auf dem vorderen oberen Rande der Prämandibularhöhlenwandung eine Zellwucherung geltend, die sowohl nach vorwärts unter die Augenblase führt, als nach rückwärts zu einer isoliert mitten im Mesenchym liegenden kleinen Blase. Beides gehört zu den Resten der Platt'schen Kopfhöhlen; auf den nächsten, medianwärts folgenden Schnitten verbindet sich die Wandung und sogar das Lumen der kleinen oberen Blase mit denen der eigentlichen Prämandibularhöhle, und die Zellen, welche nach vorwärts unter die Augenblase vordringen, zeigen sich von Mesectodermzellmassen eingehüllt — genau so wie bei der sich länger und selbständiger erhaltenden vordersten Kopfhöhle bei *Acanthias*; ja, etwas weiter medianwärts bildet sich neben der ersten kleinen Blase noch eine zweite in dem Zellmaterial aus, die gleichfalls durch Wandungen und Lumen mit der Prämandibularhöhle im Zusammenhang erscheint. Es hat also offenbar früher eine ähnliche Bildung, wie sie noch jetzt bei *Acanthias* — und *Scymnus* resp. *Heptanchus* — sich findet, bei beiden Scyllien-Arten bestanden.

Noch ausgeprägter sind diese Reste bei einem anderen Embryo von 7 mm Länge (XXXVI 80), wo drei an einander gereihte kleinere Blasen sich inmitten einer auf der oberen vorderen Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle finden und mit Lumen und Wandungen derselben in unregelmäßigem Zusammenhange stehen, während sie sich nach vorn in einer bereits lockeren Zellmasse bis unter die Augenblase fortsetzen und gleicher Weise von Mesectodermelementen umgeben werden. Bei diesen beiden Embryonen ist aber keine Spur einer mittleren Abtheilung der präoralen Entodermmasse mehr zu erkennen: sie hat sich bis hinter die spätere Hypophysisanlage völlig zurückgebildet.

Die letzten Spuren der Platt'schen Kopfhöhle bei *Scyllium catulus* habe ich bei dem 12 mm langen Embryo XXXVI 31 wahrgenommen, bei dem auf der dorsalen Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle noch eine kleine Blase mit deutlichem Lumen, und von cylin-

drischen Zellen gebildeten Wandungen angetroffen wird, die einen undeutlichen Zusammenhang mit den Wandungen der Prämandibularhöhle zeigt; von dieser ziemlich flachen und niedrigen Blase erstreckt sich eine kaum wahrnehmbare und im Verschwinden begriffene Zellmasse nach innen und unten gegen den Augenstiel, als letzter Rest der ursprünglich bis an den Neuroporus sich ausdehnenden Bildung.

Was nun die eigentlichen Prämandibularhöhlen und die sie verbindende Zwischenplatte bei *Scyllium catulus* angeht, so bieten sie keine besonders bemerkenswerthe Beziehungen dar. Immerhin ist es der Mühe werth zu betonen, dass ein Lumen in der Hauptmasse der Prämandibularzellen erst auftritt bei Embryonen von 4 mm Länge, dass dies Lumen indess nur in den seitlich gelegenen Theilen besteht, deren Wandungen auch anfangen, ihre Zellen epithelartig anzuordnen, wie z. B. bei XXXVI 78. Nach der Mitte zu verstreicht das Lumen, die Zellmasse behält daselbst ihren embryonalen Charakter noch bei, bleibt in engem Contact mit dem Ectoderm der Kopfbeuge und in der Mittelebene selbst auch mit dem Entoderm, so dass zwischen beiden kaum eine Trennungslinie zu erkennen ist. Die Chorda, welche sich noch nicht weit von der dorsalen Entodermwandung abgehoben hat und an vielen Stellen noch durch mehr oder weniger ausgedehnte Entodermzellbrücken sogar in directem Zusammenhange mit derselben geblieben ist, läuft direct in die Prämandibularzellmasse ein und zeigt in ihrer ganzen vorderen Partie noch Zusammensetzung aus Embryonalzellen, die noch keine Differenzirung empfangen haben, so dass man auch nicht sagen kann, ob innerhalb der Prämandibularzellmasse sich noch eine Differenzirung eines Chorda-Abschnittes nachweisen lasse.

Letzteres ließe sich vielleicht von dem gleichfalls 4 mm Länge messenden Embryo XXXVI 34 schon eher behaupten, wo die vorderste Partie der Chorda schon specifischere Zellstructur zeigt und so direct in die dorsale Lage der Zellen der Prämandibularmasse übergeht.

Bei dem Embryo XXXVI 80 von 7 mm Länge ist die Prämandibularhöhle als solche bereits sehr deutlich: ihre Wandungen bestehen aus einzelligem Epithel, gerade so wie die der Mandibularhöhle; sie besitzt ein beträchtliches Lumen, das sich nach der Mitte zu verengert, aber, wenn auch mit sehr geringem Durchmesser, fast durch die ganze Breite der Zwischenplatte fortsetzt und in das der anderen Seite einmündet; nur an einer Stelle ist auf der anderen Seite das Lumen unterbrochen, und die Zwischenplatte solid.

Embryo XXXVI 100 bietet eine sehr auffallende Abweichung vom Normalen. Derselbe ist 9 mm lang und in Horizontalschnitte zerlegt. Auf beiden Seiten sind die Zwischenwandungen, welche die Hohlräume der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle von einander scheiden, verschwunden, nur die obere Partie der ersteren, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht, und die untere Partie, welche zu der Adductor-Gruppe sich entwickelt, sind durch vorspringende Wandungsfalten zu besonderen Abschnitten abgegrenzt geblieben — doch steht auch ihr Lumen mit dem allgemeinen Lumen in Zusammenhang. Dass es sich hier nicht um künstliche Verbindung mittels durchrissener Wandungen handelt, ist auf den ersten Blick klar; ob die Communication der beiden großen Höhlen von Anfang an bestanden hat, oder ob eine allmähliche Resorption der Wandungen eingetreten ist, lässt sich leider nicht feststellen. Gegenüber der ziemlich häufig vorkommenden Communication der III. Kopfhöhle mit der mandibularen ist diese hier beschriebene Communication eine große Seltenheit.

Bei größeren Embryonen zeigen sich nur wenig der Darstellung bedürftige Abweichungen. Embryo XXXVI 30 von 12 mm Länge zeigt die Zwischenplatte bereits als einen ganz schmalen, lumenlosen Strang, von einer Seite zur anderen gehend; die Chordaspitze sitzt ihm an, aber man hat Mühe, ihn von derselben zu unterscheiden — so klein ist er schon. Gerade an den drei Schnitten, welche sagittal durch die Medianebene gegangen sind, bemerkt man ferner an der Unterwand der bereits zu einer gewissen Tiefe eingedrungenen Hypophysis eine kleine Blase, die auf dem mittleren Schnitte ihr Lumen, auf den beiden anderen ihre seitlichen Wandungen zeigt (XXXVI 30 VI 13—15). Sie ist ersichtlich ein Rest der Entodermmasse, welche die Verbindung des eigentlichen Kopfdarmes mit der Prämandibularzellmasse bildete.

Bei Embryo XXXVI 27 von 13 mm Länge findet sich ein weiterer Fall von Communication des Lumens der Prämandibularhöhle mit dem der Mandibularhöhle, freilich nur auf der einen Seite des Embryos. Der Embryo ist horizontal geschnitten und zeigt, dass der hintere untere Zipfel der rechten Prämandibularhöhle sich in den Theil der Mandibularhöhle öffnet, an welchem sich bald darauf der Adductorschlauch von der eigentlichen Mandibularhöhle abtrennen wird. Auf der anderen Seite liegen diese Theile nur einander an, aber kein Durchbruch der Wandungen erfolgt.

Wie ungleich übrigens das Tempo der Rückbildung im Bezirk

der Prämandibularhöhle und ihres Zubehörs ist, geht aus dem Vergleich zweier Embryonen hervor, von denen der eine 15 mm, der andere 16 mm lang ist. Ersterer zeigt die Zwischenplatte noch als einen weit offenen Kanal, der von der Höhle der einen Seite in die der anderen führt, während die Spitze der Chorda sich seiner Hinterwand dicht anlegt; letzterer zeigt die Zwischenplatte da, wo sie mit der seitlichen Ausbreitung des Hypophysensackes in Contact geräth, als einen sich rasch nach der Medianebene zu verengenden Spalt mit kaum mehr zusammenhängender Wandung, der auf der Höhe der vorderen Infundibular-Ausstülpung zunächst das Lumen verliert und auf den nächsten Schnitten ganz aufhört, so dass in der Medianebene die Chorda überhaupt nicht mehr an Reste der Zwischenplatte, sondern direct an die innere Begrenzung der Hypophysis anstößt, dieselbe sogar etwas einstülpt. Ähnliche Grade der Rückbildung zeigt auch der 16,5 mm lange Embryo XXXVI 38, bei dem die Chordaspitze an das sich ausstülpende Infundibulum gerathen ist.

d. *Pristiurus*.

Die Bilder, welche *Pristiurus*-Embryonen von 1 mm Länge im Querschnitt darbieten, sind bei Weitem nicht so deutlich und ausgeprägt, wie die von *Acanthias*, auch nicht einmal wie die von *Scyllium canicula*; dennoch aber lassen sie einen ähnlichen Thatbestand erkennen, besonders wenn man die späteren Stadien von Embryonen von 2—4 mm Länge zu Hilfe nimmt. Man erkennt dann rasch genug, dass die herkömmliche Auffassung, als entbehre *Pristiurus* eines Homologons der von Miss Platt, van Wijhe und Hoffmann beschriebenen vordersten (anterior) Kopfhöhle, irrig ist; nur erscheint dieselbe viel weniger ausgeprägt als bei *Acanthias* und ist desshalb auch schon in den allerersten Anfängen weniger accentuirt. Wer nur *Pristiurus*-Embryonen untersucht, wird kaum Bilder finden, welche den auf Taf. 10 Fig. 12 u. 13 gegebenen Zuständen von *Acanthias* gleichen, und wird desshalb Schwierigkeiten finden, zuzugeben, dass die Elemente, aus denen sich die Zwischenplatte der Prämandibularhöhlen aufbaut, die proximalen Mesodermpartien der als distal dazu gehörigen vordersten Partien der Mandibularhöhlen seien; indessen dürften nicht nur die unmittelbar vorliegenden Thatsachen der *Acanthias*-Entwicklung, sondern auch ein Vergleich der Stadien von 2—4 mm Länge beider Arten aufklärend wirken. Es kommt hinzu,

dass die ganze vorderste Partie des Entoderms bei *Pristiurus*-Embryonen weniger nachdrücklich ausgeprägt ist: nicht nur die Sonderung einer vordersten Kopfhöhle, also der lateralen Theile dieses Abschnittes, ist undeutlich, auch die mediane Partie ist viel weniger prägnant und zerfällt schon sehr früh; dass auch die Chorda resp. die Zellen, aus der sie sich in der Prämandibularmasse sondern sollte, zurückbleiben, ist um so begreiflicher, da — wie wir weiter unten sehen werden — auch der Abschnitt der Chorda, welcher zwischen den Mandibularhöhlen sich findet, die deutlichsten Zeichen gehemmter und desshalb unregelmäßiger Entwicklung aufweist.

So ist also *Pristiurus* auch in diesen wichtigen Phänomenen kein einwandfreies Paradigma der Selachier-Entwicklung. Es würde desshalb auch nicht lohnen, die Entwicklungsstadien des präoralen Entoderms und seiner Differenzirungsproducte in ähnlich ausführlicher Weise wie bei *Acanthias* darzustellen; genüge es, hier hervorzuheben, dass schon bei der allerersten Anlage die lateralen Partien der späteren Prämandibularzellmassen in ununterbrochenem Contact mit den gleichnamigen Theilen der Mandibularhöhlen stehen — dass also die Platt'schen Kopfhöhlen den Abschnitten der Mandibularhöhle homodynam erscheinen, aus welchen der Obliquus superior hervorgeht, während die mehr proximal liegenden, also die die spätere eigentliche Prämandibularhöhle bildenden Abschnitte dieser Masse, mehr den Myotomabschnitten der Mandibularhöhle entsprechen; wir werden diese Auffassung auch noch bei etwas weiter entwickelten Stadien bewahrheitet finden.

Wie bei *Acanthias* und *Scyllium* scheint auch bei *Pristiurus* das Entodermlumen frühzeitig zurückzuweichen, so dass die dorsalen Mesodermpartien dieser vordersten Theile das Übergewicht über die ventralen Darmpartien gewinnen. De facto ist bei einem Embryo von 1,8 mm Länge, welcher noch weit offene Kopfplatten und nur am hinteren Theile des Rumpfes hoch aufgerichtete, aber noch nirgends geschlossene Medullarplatten aufweist, die vor dem Lumen des Entoderms gelegene Partie der späteren Prämandibularmasse seitlich so spitz ausgezogen, dass der Querdurchmesser den Höhendurchmesser um das Doppelte und Dreifache übertrifft. Diese seitlichen Spitzen sind die Zellen der späteren Platt'schen Kopfhöhle, und — wie schon eben bemerkt — setzen sie sich ununterbrochen in die gleichnamigen Theile der Mandibularhöhle fort, während die dickere mediane Masse weniger weit caudalwärts reicht und sich früher von dem Contact mit der seitlichen Mesodermmasse loslöst,

als bei *Acanthias*. Doch giebt es bei all diesen Verhältnissen wohl sehr viel individuelle Abweichungen, die es schwer machen, eine maßgebende Norm aufzustellen.

Auf Sagittalschnitten von 2 mm langen Embryonen kann man sehr leicht feststellen, dass auch bei *Pristiurus* ein präoraler Theil des Entoderms bis an den vorderen Neuroporus sich erstreckt. Während derselbe aber bei *Acanthias* eine relativ feste Gestalt behält, d. h. sowohl einen medianen wie zwei laterale, in sich fest verbundene Abschnitte erzeugt, geht bei *Pristiurus* die Differenzirung einen anderen Weg. Die vordere Hälfte der ganzen Partie beginnt seitlich sich frühzeitig in lockere Zellen aufzulösen, und von einem medianen, längere Zeit selbständigen, präoralen Darmabschnitt ist nicht die Rede. Dies erkennt man am besten bei dem 2,5 mm langen Embryo XXXIV 941, dessen Beschreibung zu geben ich für nützlich halte, auch wegen anderer Verhältnisse.

Das Medullarrohr ist bei diesem Embryo schon durchaus geschlossen, die Hirnbeuge aber erst im Anfang begriffen, von einer Kopfbeuge noch keine Rede. Die Bildung der Ganglienleiste ist caudalwärts kaum bis auf die Höhe der Vagusplatte vorgedrungen, die Trigeminusplatte und die vordersten Partien der Mesectodermbildung sind noch nicht über die dorsalen Grenzen der Mandibularhöhle ventralwärts hinabgewachsen, so dass noch keine Mesectodermzellen sich den Elementen der Prämandibularmasse zugesellen konnten. Die Mandibularhöhle zeigt zwar schon ein großes Lumen, aber ihre vordere Wandung ist noch durchaus ventral gerichtet, dem Ectoderm der späteren Mundspalte parallel, während die hintere Wandung senkrecht auf derselben steht. Die obere Wandung ist als Hypothenuse dieses gleichschenkligen Dreiecks schräg gerichtet, der Medullarbasis parallel. Nach hinten mit der ungleiche und zusammenhängende Somite bildenden III. Kopfhöhle verbunden, steht die Medullarhöhle nach vorn in unmittelbarem Contact mit den Seitentheilen der Prämandibularmasse, an der noch keine Spur eines Lumens zu erkennen ist. Die Prämandibularmasse selbst wird bereits durch die abwärts gegen das Ectoderm drückende Infundibulargegend eingeknickt, so dass eine hintere massivere und eine vordere lockere Partie entsteht. Die etwas gelockerten Seitentheile dieser Masse stehen, wie erwähnt, mit den vorderen Winkeln der Mandibularhöhle in unmittelbarem Contact, während die sehr compacte Mitte noch durchaus mit dem Entoderm so verbunden ist, dass die Conturen ihrer Wandungen ohne Unterbrechung in einander übergehen.

Das Darmlumen ist schon weit hinter die Infundibulargegend zurückgetreten, so dass in der Prämandibularmasse überhaupt weder ein Lumen, noch auch irgend eine Grenze eigentlicher Entodermzellen gegenüber den dorsalen und lateralen Mesodermzellen zu unterscheiden ist. Ein Contact zwischen Infundibulargegend und ventralem Vorderkopfectoderm besteht aber noch nicht; es lässt sich um so sicherer feststellen, dass die gesammte Zellmasse vor der Infundibulargegend in Auflösung resp. Lockerung begriffen ist — und dieses Factum hat gegenüber den Verhältnissen, die bei *Acanthias* und *Scyllium* bestehen, ein wesentliches Interesse.

Es ist ferner von beträchtlichem Interesse, bei diesem Embryo constatiren zu können, dass die Chorda, welche fast auf ihrem ganzen Verlauf der dorsalen Wandung des Darmes noch dicht aufliegt und durch die oben erwähnte Lamelle sogar noch mit derselben direkt verbunden ist, unmittelbar in die Prämandibularmasse sich fortsetzt und innerhalb derselben noch unterscheidbar ist. Die gefäßbildenden Zellen der Aorta, welche beiderseits neben dieser Lamelle, dicht über dem Darm, sich zur Bildung des Sinus cephalicus anschicken, berühren sich noch nicht, und nur an einer Stelle, etwas über und hinter dem Spritzlochsack, hat sich die Chorda schon von der Entodermwandung abgehoben, und gerade an dieser Stelle scheint auch die Bildung der beiderseitigen Aorten am raschesten fortzuschreiten. Es ist freilich nicht zu verkennen, dass dicht vor dieser Stelle auch in der cellulären Constitution der Chorda bereits Unregelmäßigkeiten sich zutragen: eine Art von knotiger Anschwellung durch Häufung und Umlagerung der Zellen und Kerne tritt mitten in ihrem Verlaufe ein; aber zu den merkwürdigen Zickzackbildungen der vorderen Chorda, die weiter unten beschrieben werden sollen, kommt es offenbar erst durch die stärkere Ausdehnung des Kopftheils der Aorten, wenn sie durch ihre Verschmelzung den Sinus cephalicus erzeugen und dadurch die Chorda von ihrem Mutterboden, dem Entoderm, hinwegdrängen.

Bei dem etwas weiter entwickelten Embryo XXXIV 943 hat sich nicht nur eine fast rechtwinklige Knickung der Bodenplatte des Medullarrohres als Hirnbeuge eingestellt, auch eine Kopfbeuge macht sich bemerkbar, wenn auch erst als eine leicht gerundete Biegung des ventralen Kopfectoderms. Das Darmlumen hat sich noch weiter zurückgezogen; die Prämandibularmasse aber ist durch die Einsenkung der Infundibulargegend gegen das Ectoderm aus einander gedrängt worden; vor der Einsenkung verblieben nur einige wenige Zellen

als letzter Rest des ursprünglichen präoralen Entoderms, hinter demselben liegt aber die ganze Prämandibularzellmasse. Da auch bei diesem Embryo die Mesectodermzellen noch nicht bis auf die ventrale Seite hinabgerückt sind, so lässt sich constatiren, dass die einzelnen Zellen vor der Infundibulargegend entodermal sind; erst später setzen sich die Mesectodermzellen an ihre Stelle. Die Chorda ist durch die Bildung des Sinus cephalicus schon weiter vom Vorderdarm abgedrängt worden; man sieht fast, wie ihr Zusammenhang mit der Entodermwand gesprengt resp. ausgezogen wird, und wie die Zickzackbiegungen durch ungleichen Druck zu Stande kommen, auch Unterbrechungen ihres Verlaufs durch Umlagerung ihrer Zellen bewirkt werden. Die lateralen Partien der Prämandibularmasse zeigen sich sehr aufgelockert und gehen ohne wesentliche Unterbrechung in die compactere mediane Partie über, welche ihrerseits mit dem Vorderdarm und der Chorda so verschmolzen erscheint, dass eine Grenze schwer festzustellen ist; eben so ist ihre ventrale, also in strengerem Sinne entodermale Wandung mit dem Ectoderm der Kopfbeuge untrennbar verschmolzen.

Embryo XV 658 von 3 mm Länge zeigt ein Stadium, in welchem die Prämandibularmasse durch das Hinabdrängen der Infundibulargegend in der Mitte unterbrochen ist, auf den Seiten aber bis dicht unter den Neuroporus sich fortsetzt und dort auch noch in der Mitte durch eine Brücke von 4—6 Zellen zusammenhängt. Ich benutze diesen Fall auch hier, um auf einen Unterschied in der Auffassung derjenigen Autoren hinzuweisen, welche allein bisher die Entstehungsverhältnisse dieser Gebilde etwas genauer untersucht haben: Miss Platt und Hoffmann. Die Erörterung dieses Unterschieds und der Versuch, eine Entscheidung zu treffen, wird weiter unten bei Erörterung der allgemeinen Gesichtspunkte in der Beurtheilung der thatsächlichen Verhältnisse gegeben werden. Die letzteren zeigen aber, eben so wie bei *Acanthias* auch bei *Pristiurus*, dass die Zellen, aus welchen die Platt'sche Kopfhöhle hervorgeht, aus den seitlichen Theilen der ganzen Prämandibularmasse hervorgehen, nicht bloß aus dem vorderen Theile, welcher später durch das Zusammenfließen der Infundibulargegend mit dem Ectoderm von dem größeren hinteren abgetrennt wird. Der Zusammenhang der hinteren Theile der Platt'schen Kopfhöhle mit den dorsalen Partien der eigentlichen Prämandibularhöhle, den wir bei *Scyllium* eben so wie bei *Pristiurus* beobachten, ist der deutlichste Beweis — wenn es dessen bedürfte — dass diese hinteren Theile aus den seitlichen

Zellen der eigentlichen Prämandibularhöhlen hervorgehen und von ihr jeweils völlig abgeschnürt werden, jeweils auch mit ihr von vorn herein in Zusammenhang bleiben, aber nicht, wie Miss Platt es angiebt, von dem vorderen, durch das Infundibulum abgeschnürten Stück des Entoderms ausgehend, sich rückwärts über die Prämandibularhöhlen hinüberschieben: ein solcher Process, ließe er sich constatiren, würde eben auf die Beurtheilung des morphologischen Werthes der Platt'schen Kopfhöhle sehr verändernd einwirken.

Bei dem Embryo XXXIV 941, von 3,5 mm Länge, ist die vordere Partie der Prämandibularmasse bereits völlig verschwunden: die untere Fläche des Vorderhirns, vom Infundibulum an, liegt dem Ectoderm dicht an; nur ein kleiner halbrunder oder spitz-ovaler Raum bleibt frei, und in demselben finden sich einige lose Zellen, die wohl der letzte Überrest des präoralen Darmes sind. Auch können bereits einzelne Mesectodermzellen bis dahin vorgedrungen sein, da von beiden Seiten diese Zellmassen weiter ventralwärts gewachsen sind. Dieser kleine ovale Raum enthält die letzte Spur jener Bildungen zwischen Infundibulum und vorderem Neuroporus.

Der Embryo XXXIV 935 von 5 mm Länge läßt nun schon ein deutliches Lumen in der Hauptprämandibularzellmasse erkennen, deren Wandungen allmählich ein epithelartiges Gepräge annehmen. Über dieser beginnenden Blase und außen von ihr liegen die Zellen der Platt'schen Kopfhöhle, welche schräg von oben nach unten gerichtet sind, wie wir sie bei *Acanthias* und auch bei *Scyllium* antrafen. Sie sind aber so von Mesectodermzellen umgeben, dass es schwer ist, sie von denselben zu trennen: nur ein geübtes Auge kann die Ansätze zu einer zusammenhängenden Bildung wiedererkennen, die sogar hier und da, besonders über der Haupthöhle, den Versuch einer kleinen Blasenbildung als letzten Rest einer vordersten Kopfhöhle macht. Die Haupthöhle selbst weist mancherlei, sie gliedernde Zwischenwände auf, wie wir sie auch bei anderen Selachiern antreffen, deren Bedeutung wohl auf ihren Ursprung aus einer größeren Zahl ursprünglich metamerisch getrennter Abschnitte zurückzuführen ist. Gegen die Mitte zu wird die Prämandibularmasse wieder compact, nimmt erst dreieckige, nachher ovale Form an und grenzt caudalwärts an die vordere Wand des Sinus cephalicus, über welchem die Chorda, nach Ablösung und Reduction aller sie mit der Darmwand verbindenden Brücken, in das obere Stück der Zwischenplatte in stark gekrümmtem Bogen einmündet. Die Hirnbeuge hat sich schon zur Sattelbeuge entwickelt, und die

Kopfbeuge beginnt spitzwinklig zu werden: noch aber ist kein Ansatz zur eigentlichen Hypophyse gemacht.

Bei dem Embryo XXXIV S90 von 6 mm Länge sieht man sehr deutlich, wie eine dorsal von der eigentlichen Prämandibularhöhle liegende kleinere Blase mit epithelartigen Wandungen mit der Haupthöhle in Communication tritt; vor dieser Blase finden sich noch eine Anzahl lockerer Zellen der Vorderwand der Haupthöhle angelagert: diese Zellen und die kleinere Blase sind der Rest der Platt'schen Kopfhöhle; sie haben sich nur auf der einen Seite des Embryos erhalten, sind auf der anderen Seite bereits verschwunden.

Bei Betrachtung des in Sagittalschnitte zerlegten Embryos XXXIV grau 6 von 5 mm Länge möchte ich auf einen Umstand aufmerksam machen, der wohl verdient, in größerem Zusammenhange dargestellt zu werden, wozu indessen erst später die geeignete Gelegenheit sich bieten wird, sobald es sich um die Erörterung der phylogenetischen Bedeutung der Chorda dorsalis handeln wird. Aber des Zusammenhanges halber, in welchem die Chorda mit der Prämandibularzellmasse steht, und auch im Hinblick auf die Auffassungen, welche Froriep über die von ihm präspinal genannte Kopfpartie dargelegt hat, halte ich es für nützlich, schon jetzt noch einige weitere Thatsachen anzuführen, deren Verwerthung nicht unwichtig werden dürfte. Wenn ich diese Erörterungen hier bei Behandlung der Embryonen von *Pristiurus* vornehme, so geschieht das nicht nur, weil *Pristiurus*-Embryonen sehr verbreitet sind, die Nachprüfung also leicht ist, sondern weil gerade bei dieser Gattung die Bildung der Chorda viele Anomalien zeigt.

Bei der Ablösung der Chorda aus dem Verbande des Entoderms gewahrt man häufig, besonders an dem Kopftheile, dass die eigentlichen Chordazellen durch eine Schicht Zellen mit der dorsalen Wand des Entoderms in Zusammenhang bleiben. Diese, wie eine dünne Querwand in der Mittellinie ausgespannte Lamelle trennt die Anlage der beiden Aorten von einander, wird aber an vielen Stellen durchbrochen, so dass sie schließlich nur in unregelmäßigen Zwischenräumen die Chorda mit dem Entoderm verbindet. Am stärksten ist diese Durchbrechung über dem Spritzlochtheil des Entoderms und in der Nähe der Prämandibularzellmasse. Hier beginnt die Bildung des Sinus cephalicus durch eine besonders starke Wucherung der gefäßbildenden Zellen, welche aus Gründen, die wir später näher kennen lernen werden, zu Blasen anschwillt und in unregelmäßiger Weise zur Bildung eines großen unpaaren, aber sehr deutlich aus

bilateralen Bildungen hervorgehenden Blutsinus führt, durch welchen die Chorda weit aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt wird. Immerhin bleiben zunächst eine Anzahl von Zellbrücken auch hier zwischen Chorda und Entodermwandung bestehen, welche, als runde Stränge angeordnet, zwischen sich Stücke der Wandungen des Sinus cephalicus resp. der Aorten aufweisen, aus deren Vereinigung ersterer entsteht. Solcher Brücken giebt es 2—4, mitunter sind sie ziemlich lang, mehrfach aber bleiben sie auch nur als zellige Reste an der Unterseite der Chorda haften, ohne mit dem Entoderm die Verbindung aufrecht zu halten. Bei dem vorliegenden Embryo nun ist die ursprüngliche Verbindung der Chorda mit der Prämandibularzellmasse unterbrochen: die Chorda läuft in eine solche Zellbrücke aus, welche dicht vor der Prämandibularzellmasse vom Entoderm vor dem Sinus cephalicus an die Chorda geht. Die dorsale Zellschicht aber, welche die Prämandibularzellmasse gegen den Raum der Sattellehne abgrenzt, macht durchaus den Eindruck, in sich noch Chordazellen zu beherbergen, so dass man wohl annehmen darf, die Unterbrechung zwischen ihr und dem vordersten Theil der Chorda sei nicht normal.

Eine solche Auffassung wird durch ähnliche Bilder verstärkt, die sich bei anderen Embryonen vorfinden. So zeigt z. B. Embryo XXXIV grau 1 (Taf. 13 Fig. 17) einen noch wesentlich complicirteren Zustand. Zunächst ist es bemerkenswerth, dass die hinterste der isolirten Brücken, welche den Sinus cephalicus durchsetzen, die Differenzirung der Zellstructur mitgemacht hat, welche die eigentlichen Chordazellen auszeichnet. Ferner zeigt die Chordaspitze eine Verdickung und zugleich eine Spaltung in zwei vor resp. hinter einander liegende Äste, welche vielleicht so zu erklären ist, dass der hintere der beiden Äste oder beide ursprünglich nur Brücken zwischen der eigentlichen Chorda und der Entodermwandung vorstellten, als solche aber zu nahe an einander rückten, während gleichzeitig die Chordaspitze keine normale Ausbildung erfuhr. Denn in der That verschmilzt auch bei diesem Embryo die Chordaspitze nicht mit dem hinteren Ende der Prämandibularzellmasse, vielmehr findet man zwischen jenem zwiespaltigen Chordaende und der an Umfang recht geringfügigen Zwischenplatte der Prämandibularzellmasse zwei kleine kuglige Klümpchen, die offenbar aus Chordazellen gebildet sind und, einer vor dem anderen, den Rest der eigentlichen Chordaspitze zu bilden scheinen, wobei es zweifelhaft bleiben mag, ob sie eher zur Prämandibularzellmasse zu zählen

seien als zu der, normaler Weise, an letztere angrenzenden Chordaspitze.

Etwas ähnliche Verhältnisse bietet der 4.5 mm lange Embryo XXXIV 12 (Taf. 13 Fig. 16), in so fern auch bei ihm die Chordaspitze zu zwei gerundeten Ballen umgestaltet ist, die dicht auf die Prämandibularzellmasse folgen und durch ihre Configuration durchaus letzterer ähnlich sehen, als gehörten sie zu ihr ebenso gut, wie zur Chorda selbst. Brücken zwischen Chorda und Entoderm finden sich bei diesem Embryo nicht, der Sinus cephalicus ist nicht unterbrochen, ja, er bildet eine dorsalwärts gehende Ausstülpung, durch welche sogar die Chorda in einem sehr spitzen Winkel geknickt erscheint.

Auch bei dem 4 mm langen Embryo XXXIV grau 21 haben wir Unregelmäßigkeiten der Chordabildung zu constatiren, aus denen darauf zu schließen ist, dass die Rückbildung der Vorderkopfchorda die mannigfaltigsten Wege einschlägt. Auch hier ist zwischen dem eigentlichen Chordaende und der Prämandibularmasse eine kuglige Zellmasse zu sehen, welche dem Entoderm aufsitzt: gehört es zu der letzteren? oder bildet es die abgetrennte vorderste Partie der Chorda? Eine weitere Unregelmäßigkeit zeigt sich an dem Stück der Chorda, welches über dem Sinus cephalicus liegt: die Zellen bilden dort einen Querriegel mitten im Verlauf der Chorda, so dass dieselbe ein dorso-ventral gerichtetes Kreuz darstellt.

Eine der merkwürdigsten Unregelmäßigkeiten in der Bildungsweise der Chorda zeigt aber der 3,5 mm lange Embryo XXXIV 944. Bei diesem Embryo verläuft die Chorda in mehrfachem Zickzacklaufe; derselbe fängt bereits hinter dem 3. Kiemensacke an und setzt sich über Hyoid- und Spritzlochsack bis an die Prämandibularmasse fort. Und zwar ist der Zickzacklauf sowohl von einer Seite zur anderen, als auch dorso-ventralwärts gerichtet. Welche Motive ihn verursacht haben, wird schwer festzustellen sein: durch Untersuchung zahlreicher Embryonen erfährt man, dass gerade bei *Pristiurus* die Störungen der Chordaentwicklung sehr zahlreich sind, und es scheint, dass ihre Ablösung vom Entoderm gerade bei dieser Gattung mannigfaltige Besonderheiten besitzt, wesshalb ich es mir angelegen sein ließ, hier davon Einiges zu berichten. Die Unregelmäßigkeiten am Vorderkopf dürften wohl durch die Bildung des Sinus cephalicus hervorgebracht werden, dessen sehr ungleiche Dimensionen auf die Lostrennung der Chordazellen vom Entoderm gewiss von Einfluss sind. Am Rumpfe, wo die Vereinigung der beiden Aorten erst sehr

spät erfolgt, ist die Chordabildung eine durchaus regelmäßige, und die Abtrennung vom Entoderm erfolgt durch Loslösung der sie ursprünglich verbindenden Lamelle in der Weise, daß die Zellen der letzteren sich als die sog. Subchorda an die Unterseite der Chorda anschmiegen. Am Vorderkopfe aber greifen umgestaltende Einflüsse der Gefäßentwicklung ein, deren Folge eben die Bildung des Sinus cephalicus und verschiedener anderer, für die Embryonalstadien charakteristischer Zustände ist, die indess nur in ausführlicher Darstellung genügend behandelt werden können, wozu hier nicht Zeit und Raum ist. Eine der auffallendsten Folgen der Bildung des Sinus cephalicus ist das weite Emporheben der vorderen Chorda von ihrer Ursprungsstelle, der dorsalen Darmwandung, und zugleich die frühzeitige Durchbrechung der Lamelle, welche von Anfang an auch für die vordere Chorda besteht und in jenen Brücken temporär erhalten bleibt, welche, mitten durch das große Lumen des Sinus cephalicus hindurch, Chorda und Darm in Verbindung halten. Dass die Zellen, aus denen diese Brücken bestehen, ihrer Natur nach nicht von denen abweichen, aus welchen die Chorda selbst besteht, ergiebt sich durch die schon erwähnte und gar nicht seltene Anomalie, dass sie die Differenzirung zu specifischen Chordazellen mitmachen — und darauf beruht denn auch die Zickzackbildung der Chorda des vorliegenden Embryos, bei dem solche Brücken zu constituirenden Abschnitten der Chorda selbst geworden sind.

Käme es darauf an, das Thema der Chordaanomalien erschöpfend zu behandeln, so könnte ich noch Dutzende von Varianten beschreiben; es genügt mir aber, das Vorstehende hier erwähnt zu haben, welches noch durch die Abbildungen Fig. 13—15 auf Taf. 13 erläutert wird.

Es bleibt mir noch übrig, auf ein anderes Verhältnis hinzuweisen, dessen Bedeutung weiter unten in seiner principiellen Tragweite hervorgehoben werden wird.

Bei vielen Embryonen von 3 mm Länge an erkennt man, dass der hintere untere Winkel der Prämandibularmasse dicht an die vordere Wandung der Mandibularhöhle anstößt und oft, besonders bei Embryonen von 5 und mehr Millimeter Länge, einen kleinen, in den Mandibularbogen hineinragenden Schlauch entsendet. Dieser Schlauch ist fast immer von Mesectodermzellen umgeben, so dass man oft glaubt, er stehe in directem Zusammenhange mit dem ventralwärts gerichteten Theile der Mandibularhöhle selbst. In weitaus den meisten Fällen kann man sich aber überzeugen, dass dies nicht der

Fall ist, dass vielmehr nur ein Contact, keine Verschmelzung, des blinden Endes der Prämandibularhöhle mit der vorderen Wand der Mandibularhöhle stattfindet. Es giebt aber doch einzelne Fälle, in denen aus dem bloßen Contact eine Verschmelzung geworden ist, und die vordere Wand der Mandibularhöhle in die untere Wand der Prämandibularhöhle direct übergeht, so dass die Lumina beider Höhlen mit einander in Communication treten. Ein solcher Fall liegt in dem 9 mm langen Embryo XXXIV 898 vor, bei dem auf beiden Seiten dieser Zusammenhang deutlich besteht (Taf. 13 Fig. 1).

e. *Scymnus lichia.*

Wie ich schon in der vorigen Studie bemerkte, habe ich nur ein halbes Dutzend in den drei üblichen Richtungen geschnittener Embryonen von 10,25 mm Länge zu meiner Verfügung, die ich nun beschreiben und etwas schematisch abbilden will (Taf. 15 Fig. 6—20).

Ich beginne mit Sagittalschnitten von Embryo XXXI 19. Der Embryo zeigt bereits einen fortgeschrittenen Bau, weit offene Mundspalte, secundäre Augenblase mit selbständiger Linse, Nasengrube und Ohrblase mit deutlichem Ductus vestibuli. Die Schnitte sind 7,5 μ dick. Nach den ersten 30 Schnitten trifft das Messer hinter der Augenblase auf die ersten Zellen der Platt'schen Kopfhöhle, welche in ovaler Form dorso-ventralwärts gerichtet da liegt. Auf dem nächsten Schnitt zeigt sich in gleicher ovaler Form der angeschnittene Hohlraum der Prämandibularhöhle — unmittelbar darüber, schräg von unten nach oben resp. ventro-dorsalwärts verlaufend der schmale Hohlraum des späteren M. obliquus superior, also die dorsale Verlängerung der Mandibularhöhle, welche sich zwischen die Prämandibularhöhle und das Ganglion Gasseri schiebt. Ähnlich erscheint auch der dritte Schnitt, der durch die Prämandibularhöhle geht. Schon auf dem nächsten, dem 4., verändert sich das Bild, denn nicht hinter dem Oval der Prämandibularhöhle, in dem dreieckigen Raum zwischen ihr, dem Vorderrande der Mandibularhöhle und dem Ectoderm der Kopfbeuge zeigt sich die angeschnittene Kuppe einer weiteren kleineren Blase, deren dreieckige Gestalt die nächsten beiden Schnitte documentiren. Auch die nächsten Schnitte zeigen die beiden Blasen neben einander: die ovale vordere und die dreieckige hintere. Die erstere verlängert zusehends ihren Höhendurchmesser; auch die zweite wird allmählich höher und nach oben hin schmaler. Über der ovalen vorderen beginnt Zellmaterial der

Ganglienleiste resp. des bereits als N. ophthalmicus profundus zu bezeichnenden Theiles derselben sich zu zeigen. Auf dem 9. Schnitt zeigt die ovale Blase ziemlich in der Mitte eine Verengerung und gleichzeitig eine Verlängerung der unteren Spitze der Wandung, ohne dass das Lumen in diese Verlängerung einträte. Auf dem folgenden 10. Schnitt ist das Lumen unterhalb jener mittleren Verengerung geschwunden, nur der obere Theil der ovalen Blase zeigt es noch. Gleichzeitig hat sich die Spitze noch mehr verlängert, und zwischen der Prämandibularhöhle und der Augenblase finden sich Zellmassen, welche offenbar der Ganglienleiste entstammen und als Mesectoderm anzusehen sind. Auf dem nächsten, dem 11. Schnitt sieht man noch die innere Wandung der ovalen Blase, aber ohne eine Spur ihres Lumens, davor noch Mesectodermzellen, dahinter aber die nun immer größer gewordene, aber noch dreieckig gestaltete hintere Blase, welche mit ihrer vorderen Wandung zwar mit den Wandungszellen der ovalen Blase sich eng berührt, aber nirgends damit verschmilzt oder gar in Lumenzusammenhang tritt. Ein ähnliches Bild giebt auch noch der nächste, 12. Schnitt, doch sind von der Wandung der ovalen Blase nur noch Reste der untersten Spitze und der obersten, dem Ganglion ciliare, das jetzt angeschnitten erscheint, angelagerten Partie zu erkennen, davor aber noch Mesectodermzellen. Bemerkenswerth aber ist nur ein Unterschied, der in der Beschaffenheit der Wandungen der dreieckigen hinteren Blase sich geltend macht. Es ist nämlich der vordere Theil dieser Wandung, welcher bisher der ovalen Blase anlag, durch ein lockereres Gefüge seiner Zellen gegenüber der unteren und hinteren Wandung ausgezeichnet. Dieser Unterschied dauert auch auf den folgenden Schnitten fort, auf deren nächsten dreien von der vorderen ovalen Blase nur noch ein oberer Rest neben dem Ganglion ciliare zu erkennen ist, während die untere Spitze verschwunden ist. Allmählich wird die dreieckige Gestalt der hinteren Blase geändert; mit dem zunehmenden Umfang ihres Hohlraumes wird zunächst die Vorderwand bogenförmig gerundet und zeigt dabei fortgesetzt die lockere Fügung ihrer Zellen. Allmählich hört die dreieckige Gestalt überhaupt auf, und die Blase rundet sich in allen Richtungen ab, bleibt aber immerhin länglich in der Richtung eines schrägen, dorso-ventral gerichteten Durchmessers. Ungefähr 8—10 Schnitte verbleibt der Blase dieselbe Gestalt; indessen nimmt die lockere celluläre Formation der Wandung immer mehr zu gegenüber der unteren festeren, bis sie allmählich die Hälfte des Umfangs einnimmt. Nun sind die Schnitte schon der

Mitte des Körpers beträchtlich genähert, so dass die vordere untere Wandung der Blase sich der Hypophysiseinstülpung unmittelbar angelagert zeigt; auf den weiter nach der Mittelebene zu gelegenen Schnitten verschmälert sich nun das Lumen der Blase, und gleichzeitig lockert sich das zellige Gefüge der ganzen Wandung. Die hintere innere Wandung springt nun etwas gegen das Lumen nach innen vor, wodurch der Hohlraum in der Mitte verengert, und ein oberer und unterer Theil der Blase hergestellt wird; der untere liegt mit seiner Wandung dem Ectoderm der Hypophysis an, welche aber bereits eine obere und eine untere Einbuchtung zeigt; zwischen beiden liegt die Blase. Das Lumen derselben nimmt allmählich eine S-förmige Gestalt an, der obere Theil ihrer Wandung verlängert sich etwas gegen die Hirnbasis zu, von wo der Oculomotorius bereits auswächst, und verliert das Lumen; und nach weiteren 2 Schnitten sieht man das stark umgebogene, mehrfach geknickte Vorderende der Chorda in Contact mit der unteren Partie der sehr verdickten Hinterwand der Blase treten, deren schmales Lumen nur noch auf ihrer unteren Hälfte besteht. Dicht nach der Berührung mit dem Chordaknopf zeigt die Blase ihre geringste Ausdehnung, das Lumen ist fast verschwunden, die Wandungen liegen an einander in S-förmiger Gestalt. Damit ist die Mittelebene des ganzen Gebildes, also der Prämandibularhöhle, erreicht. Die andere Seite der Prämandibularhöhle ist beinahe ganz identisch mit der eben beschriebenen; nur ein nicht uninteressanter Unterschied besteht an der äußeren Hälfte der unteren hinteren Blase: sie zeigt wenige Schnitte vor ihrer äußeren Wandung eine in das Lumen vorspringende Scheidewand, welche von dieser äußeren Wandung herkommt und die hintere Blase in zwei dorso-ventral gerichtete Abtheilungen sondern würde, falls sie weiter als nur einige Schnitte in den Hohlraum vordränge. In allem Übrigen ist die Gestaltung genau mit der der anderen Seite in Übereinstimmung.

Nun will ich einen zweiten Embryo XXXI 1, gleichfalls sagittal geschnitten, beschreiben, mich aber darauf beschränken, diejenigen Punkte hervorzuheben, in denen derselbe von der vorstehenden Beschreibung abweicht.

Zunächst will ich erwähnen, dass auf demselben Schnitt, der die Platt'sche Kopfhöhle anschneidet, zwischen ihr und dem Anschnitt der den Obliquus superior enthaltenden dorsalen Verlängerung der Mandibularhöhle, einige Zellen der Ganglienleiste liegen, die, wie die folgenden Schnitte lehren, von dem G. ciliare herrühren:

sie waren bei dem vorigen Embryo nicht zu erkennen, erinnern aber an ähnliche Ausläufer des G. ciliare bei *Torpedo* und anderen Selachiern. Dann erscheint das G. ciliare selber mit seinem vorderen Ausläufer, dem N. ophthalmicus profundus, und gleichzeitig mit der äußeren Wandung der dreieckigen hinteren Blase der Prämandibularhöhle. Vor der in gleicher Ausdehnung wie bei dem vorigen Embryo sich erstreckenden vorderen Blase, die sich ähnlich zuspitzt und verlängert wie dort, findet man auch wie dort Mesectodermzellen, vielleicht sogar einige mehr, welche über der oberen Hälfte der ovalen Blase näher der Mittelebene liegen. Die Differenzirung der Wandungen, die Umgestaltung der hinteren Blase zu rundlich-ovaler Gestalt, dann zu S-förmiger Krümmung und Verschmälerung des Lumens mit Anlagerung der unteren Wandung an die Hypophysiseinstülpung — alles das geschieht wie bei dem vorigen Embryo; nur verkleinert sich der Höhendurchmesser der Blase noch beträchtlicher als bei ihm, und es tritt keine Einbuchtung der hinteren Wandung auf, wo die Chordaspitze sich derselben anlöthet, was gerade an der tiefsten Stelle der Blase geschieht, so dass die Blase fast als eine nach oben gerichtete Verlängerung der Chorda erscheint.

Die wesentlichste Variante findet sich aber auf dem anderen Antimer (XXXI 2). Dasselbe zeigt die Platt'sche Kopfhöhle in mehrere, durch besondere Wandungen von einander geschiedene Theile getheilt. Oben beschrieb ich eine Einschnürung etwas über der Mitte derselben. Hier ist diese Einschnürung zur vollkommenen Trennung durchgeführt, so dass ein größerer oberer Abschnitt existirt, welcher zwischen der unteren resp. hinteren dreieckigen Blase und dem G. ciliare liegt, und ein kleinerer unterer, welcher vor beiden liegt und die lange Spitze enthält, welche sich nach vorn unter die Augenblase erstreckt. Auf der Grenze beider, näher an der vorderen Wand der oberen Abtheilung, findet sich noch eine kleinere dritte Blase, und hinter derselben medianwärts liegen vereinzelte Mesectodermzellen. Diese Disposition erinnert durchaus an Verhältnisse, die wir bei *Scyllium* und *Pristiurus*, wenn auch freilich nicht in so klarer Durchführung, finden.

Ich wende mich nun zur Beschreibung einiger horizontal geschnittener Embryonen, immer von derselben Größe und demselben Stadium, alle demselben Mutterthier entnommen. Bei Embryo XXXI 4 ist das Folgende zu beobachten (leider sind die Schnitte z. Th. verunglückt, doch reicht die große Mehrzahl der gut gelungenen aus,

den Thatbestand zu erkennen). Den Anfang mache ich mit der Beschreibung eines Schnittes, in dem noch keine Spur der Prämandibularhöhle getroffen worden ist, wohl aber die Mandibularhöhle beiderseits, vor ihr das G. ciliare, außen von ihrer lateralen eingebogenen Wandung der untere Theil des G. Gasseri, oben resp. vorn das Mittelhirn mit dem Ursprung der beiden Nn. oculomotorii, in der Mitte zwischen den beiden Mandibularhöhlen der Querschnitt der Chorda und darunter die innerste Kuppe der Hypophysis, welche nach unten (d. h. auf dem Schnitt!) in schmaler Zellenverbindung mit dem frontalen Ende des Vorderdarmes resp. der Mundspalte steht.

Auf dem nächsten Schnitt trifft man nun beiderseits neben dem Chordaquerschnitt auf die eben angeschnittenen Wandungen der Prämandibularhöhle, welche sich auf den folgenden Schnitten wie ein doppelwandiger Sack über die birnförmige Hypophysiseinbuchtung herstülpt, deren Hälften aber in der Mitte verbunden und mit einer doppelten, nach dem Zwischenhirn gerichteten Vorragung versehen sind. Dieser Theil der Prämandibularhöhle entspricht offenbar der Zwischenplatte der bisher beschriebenen Selachier, weist aber viel complicirtere Bildungen auf. Die am weitesten um die Hypophysiseinsenkung herumgreifenden Seitentheile sind wahrscheinlich auf die myotomartigen, rechts und links von der Chordaspitze an der Basis der Prämandibularzellmasse liegenden Abschnitte zurückzuführen, welche bei *Scymnus* in außergewöhnlichem Maße an der Blasenbildung der gesammten Prämandibularhöhle participiren. Nach wenigen weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten wird auch die untere resp. vordere Wandung der Zwischenplatte getroffen, und gleichzeitig dehnen sich die Seitentheile mehr nach außen gegen die innere Wandung der Mandibularhöhle hin aus. Dabei macht sich eine Ungleichheit auf den beiden Antimeren geltend, in so fern die linke Prämandibularhöhle einen größeren Hohlraum umschließt als die rechte, wie denn auch an dem äußeren vorderen Winkel der linken Höhle der Schnitt auf die dorsale Kuppe der Platt'schen Kopfhöhle trifft, welche als vordere ovale Blase auf Sagittalschnitten beschrieben ward. Diese Blase ragt also auf der linken Seite dorsalwärts höher hinauf, wird desshalb auch früher von dem Schnitte getroffen. Nach zwei weiteren, leider gerollten Schnitten folgt nun auch die Platt'sche Kopfhöhle auf der rechten Seite. Außen von diesen beiden vorderen Blasen trifft der Schnitt das G. ciliare resp. seine commissurale Verbindung mit dem G. Gasseri, von demselben gehen einige Zellreste nach außen, zwischen vorderer Wand der

Blase und der nun auf den Schnitten in die Erscheinung tretenden Augenblase. Auf der linken Seite ist die vordere Blase etwas umfangreicher als auf der rechten; ja, der Unterschied wird noch größer, indem rechts eine kleine runde Blase zwischen der größeren inneren und der kleineren vorderen Blase auftritt, von der links nichts zu sehen ist. Weiter ventralwärts endet dann erst die innere größere Blase und schließlich die vordere kleinere mit langer Spitze unter der Augenblase.

Die Varianten scheinen aber bei *Scymnus* zahlreich zu sein, und so offenbart ein vierter Embryo (XXXI 7), der auch horizontal geschnitten ist, wieder Abweichungen, die es der Mühe lohnt, hier festzustellen.

Besonders bemerkenswerth ist auch bei diesem Exemplar, dass die Zwischenplatte mit zwei nach hinten gerichteten abgerundeten Säcken die Hypophysiseinsenkung seitlich umfaßt. Vor der Hypophysis findet sich die breite mittlere Partie der Zwischenplatte mit großem Lumen verbunden, die Wände zeigen das eigenthümliche lockere Zellgefüge, das ich oben bei den Sagittalschnitten beschrieb. Auf weiter ventralwärts folgenden Schnitten hört die Zwischenplatte auf, es folgt an ihrer Stelle die Spitze resp. Kuppe des Vorderhirns, auf ihren Seiten aber die großen Blasen der eigentlichen Prämandibularhöhlen. Wiederum sind beide verschieden groß, die rechte zeigt zwischen ihrem äußeren Vorderrande, der ziemlich gerade abgestutzt ist, und dem davor liegenden G. ciliare die obere Kuppe der kleineren, ovalen vorderen Blase, während die linke vielmehr ihr Lumen um die Mandibularhöhle vorn herum schlägt und anscheinend die Platt'sche Höhle in sich aufgesogen hat, denn das G. ciliare liegt dem vorderen, äußeren Rande dieser so vergrößerten Blase der linken Prämandibularhöhle dicht an. Auf dem nächsten Schnitt ist rechts die Platt'sche Höhle mit deutlichem Lumen versehen, links aber die Hauptblase um eben so viel vergrößert, und vor beiden zeigen sich Mesectodermzellen. Das gleiche Verhalten zeigt auch noch der nächste Schnitt, zugleich aber auf der linken Seite die Kuppe einer kleineren Blase, welche ganz seitlich von der Hauptblase gelegen ist. Auf dem folgenden Schnitt beginnt diese kleine Blase ein Lumen zu zeigen, während rechts die Platt'sche Blase in derselben Größe beharrt; auch die nächsten Schnitte ändern daran nichts. Allmählich verkleinert sich der Durchmesser der rechts gelegenen vorderen Blase, während sich die links gelegene kleinere vergrößert, so daß sie auf dem nächsten Schnitt schon ziemlich

gleiche Dimensionen zeigen; zwei Schnitte weiter hat die linke Blase bereits ein Ende, während die rechte noch ein deutliches Lumen zeigt, beide gehen aber als Zellhaufen noch durch mehrere Schnitte hindurch und begleiten als solche die unterste Partie der inneren, größeren Blase der Prämandibularhöhle, bis auch diese aufhört. Aber noch finden sich auf einigen weiteren, ventraler gelegenen Schnitten zwischen Ectoderm und Augenblase kleine Zellhäufchen, die sogar Spuren eines Lumens erkennen lassen, die offenbar noch zu dem Gesammtzellbereich der Prämandibularhöhle zu rechnen sind. Auch Embryo XXXI 11 zeigt Abweichungen von den bisher geschilderten Verhältnissen im Bereich der vorderen Blasen der Prämandibularhöhle, während die Zwischenplatte nichts Abweichendes aufweist. Zunächst findet sich auf der rechten Seite eine Scheidung der vorderen, ovalen Blase in eine Anzahl kleinerer, dorsal und frontal gelegener, doch so, dass die ovale Blase selbst die größere bleibt. Auch stellt sich auf beiden Seiten wiederum die kleine Blase ein, welche auf pag. 165 von Embryo XXXI 4 beschrieben ward. Rechts schließen sich diese Blasen dann zu einer soliden Masse zusammen, welche indess einen Fortsatz gegen die Augenblase hin aussendet, dann aber wieder ein neues, ziemlich beträchtliches Lumen gewinnt und so noch weit unter die Augenblase reicht, etwa bis zu dem Horizontalschnitt, welcher die Linse mitten durchschneidet. Links reicht die Zellmasse der Prämandibularmasse nicht so weit nach vorn und zeigt auch weniger complicirte Gestaltung.

Der in Querschnitte zerlegte Embryo XXXI 11 zeigt die Prämandibularhöhle in ihrer einfachsten Gestalt, wie der Embryo XXXI 1. Die Zwischenplatte geht quer durch den Kopf, mit nach beiden Seiten breiter werdendem Lumen, das sich in der Mitte durch das Andringen der Chorda wesentlich verschmälert, aber doch nicht verstreicht. Die vordere ovale Blase zeigt regelmäßigen Bau von oben bis unten, ohne den geringsten Versuch weiterer Gliederung oder Auflösung in kleinere Bläschen.

Ich habe alle diese Varianten so ausführlich beschrieben, da sie am besten erkennen lassen, wie wenig stabil die Zustände dieser Bildungen sind, und wie wenig aus den einzelnen zu lernen sei. Nur aus den Gesammtverhältnissen des Vorderkopfes lassen sich brauchbare Indicien über den morphologisch-phylogenetischen Werth dieser ausschließlich der Ontogenese zu verdankenden Thatsachen erschließen.

f. Heptanchus cinereus.

Bei einem *Heptanchus*-Embryo (XXV 41) von 7—8 mm Länge, der in Sagittalschnitte getheilt ist, ergiebt sich folgender Thatbestand.

Der erste Schnitt, welcher Elemente der Prämandibularhöhle trifft, sondert die äußere Wandung der auch hier sehr deutlich ausgebildeten Platt'schen Blase ab, dieselbe ragt also seitlich weiter vor, als die eigentliche Prämandibularhöhle. Ähnlich fand es sich auch bei *Scymnus*. Bei *Heptanchus* braucht es dreier weiterer Schnitte von 7,5 μ, ehe auch die hintere Blase angeschnitten wird; wir werden weiter unten bei der Darstellung der Bildungen von *Torpedo* die Bedeutung dieser Feststellung erkennen lernen. Auf dem vorliegenden Embryo hat die hintere Blase eine fast runde Gestalt, und die Platt'sche Blase schmiegt sich derselben an ihrer äußeren, vorderen Wandung so dicht an, dass sie diese Rundung mitmacht und desshalb stark gebogen resp. gekrümmt ist (Taf. 12 Fig. 15). Dadurch ist sie auf den ersten Blick von den ähnlichen Gebilden bei *Acanthias* und *Scymnus* unterschieden, denen sie sonst durchaus gleicht. Ihr oberes Stück ist breiter als das untere und hat ein geräumiges Lumen, das sich als schmälerer Spalt in das untere Stück fortsetzt. Das untere Ende läuft als solide Fortsetzung des Schlauches noch ein Stück weit unter die secundäre Augenblase vorwärts und nach innen zu, so dass es noch auf mehreren medialwärts folgenden Schnitten als kegelförmiger Fortsatz zwischen der größeren hinteren Blase und dem Augenstiel zu sehen ist und unter dem letzteren mit feiner Spitze aufhört.

Die größere hintere Blase, also die eigentliche Prämandibularhöhle, hat eine kegelförmige Gestalt auf dem Durchschnitt, da sie höher als von vorn nach hinten breit ist, mit abgerundeter vorderer und hinterer Wandung; sie wird allmählich oval, fast rund, je weiter die Schnitte gegen die Medianebene zu fallen, das Lumen verkleinert sich etwas, und an der dorsalen Peripherie der Wandung treten einige Zellmassen auf, gerade gegenüber der Hypophysisanlage, die auf diesem Stadium schon zu unterscheiden ist. Diese Zellwucherungen sind offenbar von Hause aus Elemente der Zwischenplatte und zeigen dasselbe lockere Gefüge, das wir schon auf pag. 162 von der Zwischenplatte bei *Scymnus* kennen lernten — auch steht mit ihnen das vordere umgebogene Chordaende in unmittelbarem Zusammenhange. Gerade in der Medianebene findet sich bei diesem Embryo auch eine kurze zellige Verbindung der unteren Wandung

der Zwischenplatte mit der ectodermalen Wandung der hinteren Hypophysiseinstülpung — offenbar der letzte Rest der eigentlichen Entodermwandung in der Prämandibularzellmasse. Wenn die Chorda wieder aus dem Gesichtsfelde geschwunden ist, also jenseits der Medianebene, verlängert sich die dorsale Wandung der Zwischenplatte wieder zu einer Art nach oben gerichteten Zapfens, der aber nur auf 3 Schnitten sichtbar bleibt. Danach vergrößert sich wiederum das Lumen der Zwischenplatte und führt in die Prämandibularhöhle der anderen Seite hinüber, welche zunächst gleichfalls noch einige lockere Zellen an der dorsalen Wandung aufweist, dann aber dieselbe kegelförmige Gestalt annimmt, wie ihr antimerischer Genosse, und darauf den langen spitzen Fortsatz der vorderen kleineren Blase zur Erscheinung bringt, dessen Lumen erst nach weiteren 4 Schnitten in die Blase selbst hineinführt, welche in derselben Krümmung wie die andersseitige der gerundeten Vorderwand der größeren hinteren Blase anliegt.

Embryo XXV 64 von gleicher Größe ist in Querschnitte zerlegt und offenbart genau dieselbe Formation, wie der eben geschilderte — vielleicht nur darin unterschieden, dass das Lumen der kleineren vorderen Blase tiefer hinabsteigt, das zugespitzte Ende also auch noch ein kleines Lumen aufweist. Die Chorda ist auch bei ihm mit der dorsalsten Stelle der Zwischenplatte verbunden, und daneben bestehen einige zapfenartige dorsal gerichtete Wucherungen dieser Wandung der Zwischenplatte — offenbar Reste der ursprünglich am meisten caudal gelegenen Myotomelemente der Prämandibularzellmasse.

Ein etwas größerer Embryo (XXV 69) von 9 mm Länge, horizontal geschnitten, zeigt die Zwischenplatte mit ihren verschiedenen Querbrücken in ähnlicher Verfassung wie der vorige und an die Verhältnisse von *Scymnus* erinnernd. Auch die nach der Basis des Zwischenhirns zu gerichteten Zapfen resp. Urwirbelreste sind sehr deutlich und zeigen ein nicht unbedeutendes Lumen, das mit dem der Zwischenplatte communicirt. Mit der ectodermalen Hypophysenkuppe besteht aber bei diesem Embryo kein Zusammenhang der Zwischenplatte. Ventralwärts liegende Schnitte zeigen die seitlichen Blasen der Prämandibularhöhle sehr groß; die Zwischenplatte ist auf diesen Schnitten nicht mehr zu sehen, wohl aber fängt seitlich von den großen Blasen die dorsale Kuppe der kleinen, vorderen Blasen an, welche hier mehr nach außen als nach vorn gelagert sind, und deren Wandungen mehrschichtig erscheinen, während die

Wandungen der großen Blasen nur an ihrer hinteren äußeren Ecke verdickt sind — der Anfang des späteren Muskelschlauchs des Obliquus inferior. Vor den kleinen Blasen liegt der durchschnittene Strang des Ophthalmicus profundus. Wenn die Horizontalschnitte die Augenblase treffen, so verringert sich das Lumen der kleinen Blasen und wird kaum unterscheidbar, während die Zellen ihrer Wandungen mit denen der großen Blasen fast zu verwachsen scheinen, wenigstens liegen sie einander dicht an. Wenn dann die Schnitte auch die Linse treffen, so sind von beiden Blasen nur ihre unteren Wandungen als ovale Zellmassen zu erkennen, die der kleineren äußeren reichen aber weiter ventralwärts, als die der größeren inneren, und bleiben auf den noch weiter ventralwärts liegenden Schnitten allein übrig; auch ihr Lumen bleibt bis zuletzt zwar ganz klein, aber doch wahrnehmbar.

Sehr ähnlich verhält sich ein Embryo von 10 mm, dessen Schilderung ich desshalb unterlasse.

Einige Veränderungen offenbart der sagittal geschnittene Embryo XXV 121 von 11 mm Länge. Die Veränderungen betreffen nicht die Zwischenplatte, welche wie bisher allerhand Querbrücken und wiederum die zwei dorsal gerichteten Zapfen aufweist, zwischen denen die Chordaspitze sich der dorsalen Wandung der Zwischenplatte anlöthet.

Dagegen machen die neueren kleineren Blasen den Eindruck, als verschmölze ihre der großen Blase anliegende Wandung mit derselben, und als verstriche das Lumen der kleineren Blase in ihrem mittleren Stück, so dass es aussieht, als sei hier die Wandung der größeren Blase etwas verdickt und habe das Zellmaterial der kleineren in sich aufgenommen. Dagegen bleiben Anfang und Ende der kleineren Blase noch selbständig und weisen ihr eignes Lumen auf. Die größere Blase ist sehr gewachsen und erscheint in gewissen Schnitten fast eben so groß wie die Mandibularhöhle.

Von weiterer Bedeutung in derselben Richtung sind die Schnitte des Embryos XXV 34 von 12 mm Länge, welche eben so wie die des vorhergehenden sagittal gerichtet sind. Verfolgt man sie von außen und innen, so gewinnt man zunächst den Eindruck, als fehle die äußere, vordere Blase, also die Platt'sche Kopfhöhle. Der Embryo 34 ist in Formol conservirt worden; es ist desshalb nicht unmöglich, dass diese Conservirung dazu beigetragen hat, die Conturen solcher nicht mehr scharf umschriebener Gebilde zu verwischen. Immerhin erkennt man auf einer Anzahl, etwa 3 oder 4, Schnitten eine

ovale, schräg gerichtete lockere Zellmasse, ehe der Schnitt mit Bestimmtheit die eigentliche Prämandibularhöhle trifft; es ist desshalb möglich, dass diese unbestimmte Zellmasse den Rest der früheren vorderen kleineren Blase vorstellt; andererseits ergaben die Befunde bei *Galeus*, dass derlei Varianten, die bis zum völligen Fehlen der Platt'schen Kopfhöhle gehen können, vorkommen. Dann trifft man mit Bestimmtheit auf die äußere Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle, deren Gestalt der nächste Schnitt darlegt. Diese Gestalt weicht aber beträchtlich von derjenigen ab, die noch der vorige, nur um 1 mm kleinere Embryo aufwies. Bei ihm war die eigentliche Prämandibularhöhle eine rundliche Blase, vor und neben welcher die längliche schmale, lang gezogene vordere Blase lag, auf den äußeren Schnitten deutlich von der hinteren runden getrennt, auf den folgenden allmählich mit ihren Wandungen mit einander, wie es schien, verschmelzend. Auf dem Embryo 34 dagegen hat die eigentliche Prämandibularhöhle eine Gestalt, als seien beide Blasen mit einander verschmolzen, und die Wandungen, welche bei Embryo 121 noch deutlich die Trennung anzeigten, völlig resorbirt, so dass die äußere vordere Wandung der kleineren Blase zugleich die der größeren bilde, und nur ein gemeinsames Lumen bestände. Dem entsprechend ist die Gestalt dieses Lumens auch nicht einfach rund, sondern vorn schräg in die Länge gezogen — lebhaft an die Gestalt erinnernd, der wir bei der Prämandibularhöhle von *Torpedo* begegnen werden. Es entsteht somit eigentlich ein dreizipfliger Hohlraum, dessen hinterer der eigentlichen Prämandibularhöhle zu entsprechen scheint, während der obere nach dem G. ciliare gerichtete und der untere auf den Augenstiel zugehende eher als die beiden Enden der kleineren vorderen Blase erscheinen. Ob diese Deutung richtig ist, ob in der That eine Verschmelzung der beiden Blasen stattgefunden hat, wage ich indess nicht zu behaupten, besonders auch desshalb nicht, weil noch unter dem vorderen unteren Zipfel der großen Blase ein Rest einer Zellgruppe, von der Wandung der großen Blase deutlich geschieden, bemerkt wird, den ich nur für das untere Stück der vorderen Blase halten kann, an dem man sogar noch den letzten Rest eines Lumens als schmalen Spalt wahrnimmt. Immerhin ist es nicht unmöglich, dass der Hauptheil der vorderen Blase in den Verband der größeren hinteren aufgegangen, und nur die Spitze als selbständige Zellmasse übrig geblieben ist. Auf der anderen Seite desselben Embryos findet sich diese Spitze noch deutlicher erhalten auf den mehr gegen die Mittel-

ebene gelegenen Schnitten, und es macht dort allerdings den Eindruck, als sei der übrige Theil der kleineren vorderen Blase entweder völlig aufgelöst oder in die Wandung der größeren aufgenommen. Der hintere, untere Winkel der eigentlichen Prämandibularhöhle ist auf diesem Stadium schon nach unten ausgezogen und zeigt die Verdickung seiner Wandungen, wodurch die Bildung des Obliquus inferior eingeleitet wird. Die Prämandibularhöhle ist bei diesem Embryo und auf diesem Stadium größer als die Mandibularhöhle, was sonst selten der Fall ist. Auf der Medianebene sieht man noch die vordere, umgebogene Spitze der Chorda an die lockeren Zellen der wesentlich zusammengeschrumpften Zwischenplatte sich anfügen, aber beide Bildungen machen deutlich den Eindruck der beginnenden Auflösung, die Hand in Hand mit der Vertiefung der Hypophysiseinbuchtung geht, an welcher bei diesem Embryo keine Spur eines zelligen Stranges von der Zwischenplatte aus zu erkennen ist. Wohl aber sind noch die dorsal gerichteten Zapfen der Zwischenplatte, aber auch in Auflösung begriffen, zu erkennen.

Es folgt nun ein Embryo von 13 mm Länge, XXV 44, der in Querschnitte zerlegt ist. An ihm erhalten wir ziemlich deutlichen Aufschluss darüber, dass die Platt'sche Kopfhöhle einer Auflösung ihrer Gestalt unterzogen wird, ohne in den Verband der eigentlichen Prämandibularhöhle aufzugehen, wenigstens nicht bei diesem Embryo. Es lohnt der Mühe, den Thatbestand sorgfältig festzustellen. An einem Querschnitt, der die Augenblase beträchtlich unter der Mitte der Linse getroffen hat, findet man die dorsalste Kuppe der Prämandibularhöhle angeschnitten. Es folgen 7 Schnitte, von denen die letzten beiden die schon sehr in Rückbildung begriffenen dorsalen Theile der Zwischenplatte aufweisen und außen von der Prämandibularhöhle das Ganglion ciliare mit seiner Fortsetzung, dem Ophthalmicus profundus. Der nächste 8. Schnitt zeigt die Verbindung des Ganglions und des Ophthalmicus unterbrochen durch eine etwas dichtere Masse von Mesenchymzellen. Dies Bild setzt sich durch weitere 4 Schnitte fort, dann tritt innerhalb dieser dichteren Gruppe von Mesenchymzellen ein länglicher, von der Augenblase zum G. ciliare gerichteter schmaler Hohlraum auf, der auf dem nächsten Schnitt fester umwandet, auf dem dann folgenden noch sichtbar erscheint, danach aber wieder verschwindet. Die Prämandibularhöhle hat auf all diesen Querschnitten eine länglich dreieckige Gestalt mit kürzerer gerader Grundlinie und längeren Seiten, die zur Zwischenplatte verlaufen, resp. sie bilden. Der

vordere Winkel dieses Dreiecks schiebt sich immer weiter unter die allmählich zu Ende gehende Augenblase vor, an dem hinteren äußeren Winkel findet sich aber die jetzt wieder ohne Lumen bestehende Zellmasse. Auf wenigen Schnitten weiter ventralwärts sieht man diese Zellmasse längs der äußeren Wandung der Prämandibularhöhle entlang ziehen und bis vor den vordersten Winkel sich erstrecken, der jetzt etwas abgestumpft erscheint. Bei einem weiter ventralwärts fallenden Schnitt erkennt man in dieser außen von der äußeren Wandung der Haupthöhle liegenden doppelreihigen Zellmasse sogar noch die deutliche Spur eines längsverlaufenden Lumens, das aber eben nur als schmaler Trennungsspalt zwischen den beiden Wandungen erkannt wird. Der nächste Schnitt zeigt, wie diese beiden Wandungen in einander übergehen, und wie ihre vorderste Spitze auch mit dem vordersten Winkel resp. seinen Wandungen der Haupthöhle verwächst. Auf beiden Seiten des Embryos sind die Verhältnisse die gleichen.

Ein offenbar ähnliches Verhältnis bietet der horizontal geschnittene Embryo XXV 126 dar, nur bestehen einige nicht uninteressante Abweichungen. Die Zwischenplatte besteht noch unverändert, die Form der von ihr nach beiden Seiten sich erstreckenden Prämandibularhöhle ist aber eine unregelmäßige, offenbar durch künstliche, der Conservirung angehörige Einflüsse. Außen von der seitlichen Wandung derselben, dicht hinter dem G. ciliare trifft man aber auf drei Schnitten wiederum einen Haufen dichteren Mesodermgewebes, innerhalb welches erst beim 4. Schnitt ein kleiner Hohlraum auftritt, der nun durch vier weitere Schnitte sich fortsetzt. Dabei sind die Wandungen, die ihn umgeben, mehrschichtig, aber nicht regelmäßig gelagert, sondern je weiter nach außen, um so lockerer. Dann wird das Lumen unregelmäßig, die Wandungen auch, verschwinden sogar auf einigen Schnitten bald auf der inneren, bald auf der äußeren Seite, schließlich aber tritt das Lumen in geschlossener Wandung wieder auf einigen Schnitten auf, so dass man deutlich erkennt, dass ein Rückbildungsprocess an dem ganzen Gebilde eingesetzt hat.

Ähnlich verläuft der Thatbestand auf einer Serie von Sagittalschnitten des Embryos XXV 79: außen von der Prämandibularhöhle liegt eine Menge Zellen, hier und da erkennt man die Reste eines früheren Hohlraums, aber das Ganze macht den Eindruck der vor sich gehenden Auflösung.

An späteren Stadien von *Heptanchus* habe ich von dieser

»anterior head cavity« nichts mehr wahrgenommen, sie scheint also auch hier, wie nach Hoffmann bei *Acanthias*, spurlos sich aufzulösen.

g. *Galeus canis*.

Das Prototyp der Platt'schen »anterior head cavity« fand sich, wie schon hervorgehoben, bei *Galeus canis* und ward beschrieben und abgebildet von van Wijhe in seiner bekannten Schrift »Über die Mesodermsegmente etc. des Selachierkopfes« lange, ehe Miss Platt und fast gleichzeitig mit ihr Hoffmann dieselbe Bildung von *Acanthias* entdeckten. Wie ich schon oben hervorhob, besitze ich eines der Originalexemplare, auf welche die Angaben van Wijhe's basirt sind, kann also bestätigen, dass er den Thatbestand auf pag. 13 ff. seines Werkes richtig dargestellt hat. Da van Wijhe aber nur dies eine Stadium zu seiner Verfügung gehabt hat, so konnte er nicht über die Bedeutung dieser Bildung klar werden, bezweifelt auch, dass sie in späteren Stadien spurlos zu Grunde gehe — was doch nach den Angaben Hoffmann's und Miss Platt's bei der homologen Bildung von *Acanthias* der Fall sein soll.

Ich bin nun in der Lage, auch für *Galeus canis* selbst weitere Beiträge zur Kenntnis dieser anfänglich so auffallenden Bildung beschaffen zu können, wodurch dieselbe ihres auffallenden Charakters einigermaßen entkleidet wird. Embryo XXVI 2 von 8 mm Länge, also ungefähr so groß, wie die van Wijhe'schen Exemplare, zeigt von dieser »anterior head cavity« auf dem einen Antimer keine Spur, auf dem andern nur ein Divertikel, wie wir sie bei *Scyllium* und *Pristiurus* in Menge kennen gelernt haben, und von diesem auf der äußeren Seite der Gesammtwandung der Prämandibularhöhle ausgehend eine Anzahl lockerer Zellen, welche offenbar den letzten Ausdruck jener Platt'schen Kopfhöhle bilden. Ob nun anzunehmen sei, dass bei diesem Embryo in jüngeren Stadien eine deutlich abgetrennte besondere Kopfhöhle außen und vor der prämandibularen bestanden habe und in dem vorliegenden Stadium bereits aufgelöst worden sei, oder ob es niemals zur vorgängigen Bildung einer solchen Höhle gekommen, vielmehr gleich von Anfang an die lose Ordnung der Zellen sich an die Wandung der Prämandibularhöhle angeschlossen habe, ist wohl im Hinblick auf die vielen bei *Scyllium* und *Pristiurus* zur Beobachtung gelangten Fälle zu Gunsten der letzteren

Alternative zu beantworten. Darauf deutet auch der Befund bei dem 9,25 mm langen, in Querschnitte zerlegten Embryo XXVI 22, denn an der Außenseite der rechten Prämandibularhöhle findet sich ein deutlich isolirtes Divertikel, das sich ventral-frontalwärts als eine lumenlose Zellmasse fortsetzt, die indessen nur bis zur Hälfte der gegen die Augenblase sich fortsetzenden Prämandibularhöhle unterschieden werden kann, dann aber aufhört, während auf dem anderen Antimere nichts davon zu finden ist.

Ein in Horizontalschnitte zerlegter Embryo (XXVI 6) von 10 mm Länge zeigt einen vermittelnden Befund, insofern beide Prämandibularhöhlen an ihrer äußeren, vorderen Circumferenz oben je ein Divertikel aufweisen, das sich in eine etwas weniger lockere Zellmasse fortsetzt, innerhalb welcher an verschiedenen Stellen von Neuem kleine Hohlräume auftreten, welche sogar an zwei Stellen mit dem Hohlraume der Prämandibularhöhle selbst in Communication treten. Diese Bildungen reichen aber nur bis zur halben Länge der Prämandibularhöhle hinab.

Von alledem zeigt der gleich große Embryo XXVI 8, der in Sagittalschnitte zerlegt ist, absolut nichts — seine Prämandibularhöhlen sind so durchaus einfach, wie nur irgendwo eine zu finden ist. Keine Spur einer Platt'schen Kopfhöhle mit eignen dicken Wandungen, keine Spur von Divertikeln oder von aufgelösten Zellmassen an der Außenseite — auch die Zwischenplatte besteht nur in einer einfachen ausgehöhlten Querbrücke von einer Seite zur andern, die noch dazu auf beiden Seiten vor der Medianlinie in Auflösung tritt, so dass die Chordaspitze kaum noch mit einem sichtbaren Theil der Zwischenplatte in Zusammenhang steht.

Dass aber dieses Verschwinden aller Reste der Platt'schen Kopfhöhle nicht auf einem frühen Zugrundegehen bei Embryonen von 10 mm Größe beruht, beweist der Embryo XXVI 11, welcher beinah 14 mm lang ist und noch deutliche Spuren der seitlichen Divertikel erkennen lässt.

So finden wir also bei *Galeus canis* wiederum den Beweis, dass die sog. Anterior head cavity keinen dauernden Bildungen zugehört.

h. *Mustelus laevis*.

Von *Mustelus laevis* besitze ich keine Querschnittserien durch so junge Stadien, wie bei *Acanthias*, *Scyllium* und *Pristiurus*, und

muss mich desshalb darauf beschränken, über Sagittalschnitte zu berichten.

Ein Embryo von 1,3 mm Länge (XXVIII 626) zeigt auf der hinteren Körperhälfte 5 freie Somite; die vorderen sind noch ungesondert; die Elemente der Mandibularhöhle lassen noch keine Andeutung einer gemeinsamen Höhle erkennen, liegen auf der proximalen Seite der Chorda noch dicht an. Letztere steht auf der ganzen Länge noch in Zusammenhang mit der Entodermwand, auf dem vorderen Abschnitt ist sie noch nicht vom Entoderm differenzirt. Der Darm geht mit seinem Lumen bis dicht an das vorderste Körperende; da das Lumen auf den späteren Stadien bis hinter die Infundibulargegend zurückgeht, die Prämandibularmasse aber bis an den Neuroporus ausgedehnt bleibt, so ist entweder ein nachträgliches Anwachsen der Prämandibularmasse oder ein allmähliches Obliteriren des Lumens anzunehmen resp. beides in umgekehrtem Verhältnis. Wir werden auch hier bei *Mustelus* sehen, wie alle Anzeichen dafür sprechen, dass der sog. präorale Darmabschnitt einstmals eine andere Bedeutung besaß, als ihm jetzt zukommt, wo er schließlich nichts thut, als allmählich zu Grunde zu gehen.

Factisch sehen wir bei dem Embryo XXVIII 622, der 2,5 mm misst und ein völlig geschlossenes Medullarrohr, aber eine erst eben beginnende Hirn- und noch gar keine Kopfbeuge aufweist, dass das Lumen des Darmes sich bis hinter das Infundibulum zurückgezogen hat, vor dem Lumen aber die Ausdehnung der Prämandibularzellmasse bis dicht an den Neuroporus sich erstreckt. Mag also das Gesammtwachsthum des Embryos auch dem vordersten Körperende und dabei auch dem Vorderende des Entoderms zu Gute gekommen sein: das Darmlumen hat nicht nur nicht an diesem Wachsthum Theil genommen, sondern hat sich relativ und absolut verkleinert resp. verkürzt.

Ein Embryo von 3 mm Länge XXVIII 624 zeigt nun schon die Complicationen, welche durch das Vordringen der Mesectodermzellmassen verursacht werden. Leider sind die Schnitte nicht ganz gelungen und lassen es nicht unzweifelhaft, ob die Mesectodermzellen schon bis an die Spitze der seitlichen Theile der Prämandibularzellmassen vorgedrungen sind: keinenfalls aber lässt sich bei diesem Embryo übersehen, dass bereits eine Verdrängung der vorderen Partie der Prämandibularzellen stattgefunden hat, denn in der Mittelebene und in den ihr nächstgelegenen Schnitten findet man zwischen vorderer Hirnwand und Ectoderm keinerlei Zellen mehr, während

von beiden Seiten allerdings die Zellen der Prämandibularzellmasse, aus denen die Platt'schen Kopfhöhlen hätten hervorgehen sollen, vorhanden sind und bis unter die Augenblase vordringen. Auf der einen Seite geschieht dies in stärkerer Weise als auf der anderen, so dass die Spitze der Platt'schen Kopfhöhle beinahe bis auf die Medianebene vordringt und daselbst einen linsenförmigen Hohlraum zwischen Medullarwand und Ectoderm bildet. Ob sich unter den wenigen Zellen, welche sich in diesem Hohlraum vorfinden, nur solche entodermatischer Herkunft und nicht auch schon Mesectodermzellen vorfinden, vermag ich nicht zu entscheiden; die Frage ist um so wichtiger, als wir diesen Überrest von Zellen fast bei allen Selachier-Embryonen nachweisen können und sogar bei vielen den linsenförmigen Hohlraum vorfinden, ohne dass Zellen in demselben enthalten sind. Schwerlich handelt es sich also dabei um einen zufälligen oder gleichgültigen Zustand. Weiter unten, bei Darstellung der einschlägigen Verhältnisse von *Torpedo ocellata*, werde ich Gelegenheit haben, auf diese Frage nochmals zurückzukommen und sie mit dem von Chiarugi beschriebenen pro-hypophysenartigen Organ in Zusammenhang zu bringen, hier will ich aber noch weiteres thatsächliches Material beibringen durch Beschreibung des Embryos XXVIII 617, der 5 mm lang ist. Bei diesem Embryo findet sich nämlich in der Medianebene zwischen der Wandung des Vorderhirns und dem Ectoderm wiederum der eben erwähnte linsenförmige Hohlraum; jederseits erstreckt er sich auf 5—6 weitere Schnitte, wird dabei aber immer kleiner und verstreicht dann völlig. Auf all diesen 12—13 Schnitten finden sich lockere Zellen in diesem Hohlraum, und zwar scheinen es hauptsächlich entodermatische Zellen zu sein, da sie noch dotterhaltig sind, was bei den mesectodermatischen Zellen nicht der Fall ist, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man die letzteren in der Umgebung der späteren Muskelschläuche des Mandibular- und Hyoidbogens in Vergleichung zieht. Jedenfalls, sollten auch mesectodermatische Zellen sich schon in dem linsenförmigen Hohlraum finden, sind sie nicht ausschließlich vorhanden. Fasst man aber auf einzelnen Schnitten in der Nähe der Medianebene diejenige Strecke dieser Gegend scharf ins Auge, welche zwischen der eigentlichen Prämandibularmasse hinter der Infundibulargegend und diesem linsenförmigen Hohlraum verläuft, so sieht man hier und da einzelne Kerne zwischen den anscheinend dicht an einander gepressten Zelllamellen des Vorderhirns und des Ectoderms, ja man kann sich fast davon überzeugen, dass solche

Kerne in die Ectodermwandung hineingepresst worden seien. Es kann sich dabei wohl nur um die ursprünglichen Entodermzellen des präoralen Darmes handeln, welche sich, statt sich aufzulösen oder im Begriff absorbirt zu werden, zwischen die inneren Spatien der die Ectodermwandung bildenden Zellen eindrängen. Wenn aber ein solches Zusammenpressen auf der Strecke zwischen dem linsenförmigen Hohlraum und der Hypophysengegend stattfinden kann, so erscheint es auffallend, dass der linsenförmige Hohlraum sich bilden konnte, so beharrlich bestehen bleibt und sich bei so vielen Exemplaren und Arten wiederfindet. Wie gesagt, bei *Torpedo ocellata* werden wir dieselben Erscheinungen antreffen und dann auch eine Deutung besprechen, welche Chiarugi vor einigen Jahren für dieselben aufgestellt hat.

Was nun die weitere Differenzirung der Prämandibularzellmasse anlangt, so bieten sich auch bei *Mustelus laevis* ähnliche Zustände dar wie bei *Pristiurus* und *Scyllium*, d. h. man erkennt, dass die Platt'sche Kopfhöhle ursprünglich gleichfalls bestanden haben muss, dass aber ihre zelligen Elemente sich noch rascher auflösen, resp. gar nicht mehr zu irgend welcher Gesammtgestaltung gelangen, als bei den beiden anderen Gattungen.

Bei dem Embryo XXVIII 619 erkennt man noch auf der einen Seite den Ansatz zu einer dorsal von der eigentlichen Prämandibularhöhle gelegenen kleineren Blase — offenbar der letzten Spur der Platt'schen Höhle; auf der anderen Seite sieht man nichts davon. Der Embryo ist 3 mm lang — es könnte also sein, dass diese Blase sich auch noch auf der anderen Seite formte. Auch bei dem vorher erwähnten Embryo 617 (5 mm) ist diese Blase noch in ihrem letzten Stadium zu erkennen; sie steht sogar in Contact mit der vorderen Wand der Mandibularhöhle. Bei dem Embryo 620 von 4 mm ist sie als oberer Anhang an die Prämandibularhöhle wieder zu erkennen. Bei Embryo 602 von 8,5 mm sieht man sogar, dass an der Vorderseite der eigentlichen Prämandibularhöhle, welche dorsal noch die kleinere Blase als Anhang zeigt, eine Zellmasse gelagert ist, deren Spitze gegen den Augenstiel gerichtet ist, also durchaus der Platt'schen Kopfhöhle entspricht. Alles dies beweist, dass auch für *Mustelus laevis* die Verhältnisse der Mesodermbildung am vordersten Theil des Kopfes genau so liegen, wie für *Pristiurus* und *Scyllium*, und dass die Platt'sche Kopfhöhle kein Ausnahmebesitz von *Acanthias* oder anderen Selachiern sei.

i. *Torpedo ocellata.*

Über die Entstehung und Entwicklung des axialen oder gastralen Mesoderms bei *Torpedo ocellata* haben die gleichzeitigen Arbeiten von Rückert[1] und Swaen[2] Aufklärung gebracht. In vielem Betrachte stimmen beide Autoren überein; was uns hier aber besonders interessirt, sind die Thatsachen der Entwicklung der vordersten Theile, d. h. des späteren Kopftheils des Mesoderms unter dem Gesichtspunkte ihrer morphologischen Reduzirbarkeit auf die bekannten Theile des Rumpfmesoderms, d. h. der Urwirbel und Seitenplatten. Auf diese Fragen gehen beide Autoren nicht oder nur wenig ein; wohl aber bringen sie wichtige Angaben über die erste Entstehung des gastralen Mesoderms. Rückert zumal macht sehr interessante Angaben über die erste Entstehung des Mesoblasts durch Prolification der dicht neben den bereits differenzirten Zellen des Chordaentoblastes gelegenen Zellen des Entoderms und erwähnt als befremdend, dass bei diesem Prolificationsprocess, dessen Producte in den Hohlraum zwischen Ecto- und Entoderm austreten, die eigentlich proliferirende Schicht zum Theil zu Grunde ginge (l. c. pag. 4 ff.). Er vergleicht diese Entwicklungsweise des *Torpedo*-Mesoderms mit der bekannten Divertikelbildung des Entoderms bei *Amphioxus*, Ascidien und den Amphibien, betont aber, dass bei diesen ein deutlicher Hohlraum in dem Darmdivertikel bestände, der nachträglich, bei Abschnürung der Mesodermwandungen vom Entoderm zur Cölomhöhle werde, was sich bei *Torpedo* nicht zutrüge, wo vielmehr »die Mesoblastanlage, im Allgemeinen wenigstens, anfänglich solid sei und die Leibeshöhle erst nachträglich aufträte«. Meine eigenen Beobachtungen an Embryonen von *T. ocellata* lassen mich besonderen Nachdruck auf die von Rückert gebrauchte Parenthese »im Allgemeinen« legen, denn ich besitze Präparate, an denen der von Rückert beschriebene Process so modificirt erscheint, dass er eine Parallelisirung mit der Divertikelbildung bei *Amphioxus* etc. noch näher legt, als Rückert annahm. Bei einem Embryo von ca. 0,8 mm Länge XL 929 (Taf. 14 Fig. 17—19) trifft man mehrfach auf Schnitte, welche die Mesodermwucherung wie eine Tasche darstellen, deren locker gefügte Wandungen mit nach innen vorspringenden, gleich-

[1] Über die Anlage des mittleren Keimblattes etc. bei *Torpedo*. in: Anat. Anz. 2. Jahrg. 1887 pag. 97—112.

[2] Etudes sur le développement de la *Torpille*. in: Arch. Biol. Tome 7 1887 pag. 537—585.

falls gelockerten Zellverbänden mit dem Entoderm so verbunden sind, dass ein directer Übergang der Urdarmhöhle in die Hohlräume der Mesodermwucherungen sich mehrfach beobachten lässt. Um so deutlicher tritt dabei hervor, wie recht RÜCKERT hat, wenn er (pag. 5) hervorhebt: »Der im Bereiche des Defectes (scilicet des Entoderms) gelegene Rest des Entoblasts, der sich schon jetzt durch die Cylinderform seiner Zellen auszeichnet, wird, wie sich leicht verfolgen lässt, weiterhin zur parietalen Wandung des Urwirbels, der Raum der späteren Urwirbelhöhle ist also im vorliegenden Stadium gegen die Urdarmhöhle eröffnet, stellt mithin ein Divertikel der letzteren dar, das wir sonach ohne Weiteres mit dem Cölomsack homologisiren dürfen.« Diese Homologisirung gewinnt wesentlich an Sicherheit durch die eben erwähnten, von mir beobachteten directen Übergänge der Urdarmhöhle in die Höhlungen der Mesodermmassen. Andererseits gewinnt aber auch meine bei der Beschreibung der Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Acanthias* betonte Deutung der Seitentheile der Prämandibularzellmassen als Homologa der Urwirbel wesentlich an Zuverlässigkeit durch die auch von RÜCKERT, eben so wie von mir, beobachtete Umwandlung der zwischen Mesodermwulst und Chordaentoblast gelegenen Zellstrecke zur Lamelle der Urwirbel, aus der bekanntlich die Muskelfasern der Myotome hervorgehen, und es wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass in der That die mediane Verbindung der beiderseitigen Prämandibularhöhlenwandungen, die Zwischenplatte, morphologisch einem oder zweien Urwirbeln entspricht, deren Seitentheile in den M. obliqui superiores, d. h. Theilstücken der Mandibularhöhle, zu suchen sind. Durch all diese Betrachtungen und Folgerungen erlangen die Entwicklungsvorgänge des Kopfmesoderms bei *Torpedo* eine Bedeutung, welche eine genauere Darstellung derselben um so wünschenswerther erscheinen lassen, als sie in manchen Beziehungen von den bei den Squaliden beobachteten Verhältnissen abweichen.

Ich gehe eben so wie bei der Darstellung der Verhältnisse von *Acanthias* auch bei *T. ocellata* von Querschnittserien aus und beginne mit dem bereits citirten Embryo von 0,8 mm Länge, XL 929. Um genau festzustellen, dass wirklich die Nachbarzellen der Chordaplatte oder des Chordaentoblastes die Ursprungsstätte der späteren Muskellamelle der Urwirbel bilden, eben so wie sie bei der Umwandlung der Prämandibularmasse zur Zwischenplatte werden, muss man von einem Querschnitt des Embryonalkörpers ausgehen, welcher der späteren Occipitalgegend entspricht. Einen solchen Querschnitt

zeigt Taf. 14 Fig. 19. Man sieht auf demselben die beträchtlich breite Chordaplatte, an deren äußere untere Zellen das Darmepithel sich bereits angeschlossen hat, während die Mesodermwülste schon die Verbindung sowohl mit dem letzteren als auch mit der Chordaplatte gelöst haben. Nur eine Einschnürung an der Berührungsstelle deutet noch an, dass Darmepithel und Chordaplatte nicht in ungebrochener Continuität bestanden haben. Die Mesodermmassen zeigen ihre compacteste Bildung dicht neben der Chordaplatte, wo man bereits den Anfang zur concentrischen Lagerung der den späteren Urwirbel zusammensetzenden Zellen beobachten kann. Es lässt sich aus diesem Schnitt nicht entnehmen, ob die unteren Zellen dieser Urwirbelanlage aus der Mesodermlamelle herstammen, welche von Hause aus mit dem Darmepithel zusammenhing, oder ob sie durch den Umschlag der proximalen unteren Zellen der oberen Lamelle, d. h. also aus der mit der Chordaplatte ursprünglich zusammenhängenden Partie gebildet werden, was nicht unmöglich wäre.

Verfolgt man von diesem Schnitt die kopfwärts gelegenen Schnitte, so gelangt man schon nach zehn weiteren Schnitten zu einem Bilde, wie es auf Taf. 14 Fig. 18 dargestellt ist. Man erkennt auf demselben, dass die Mesodermmasse noch in Contact mit der Chordaplatte steht, und kann mit hinreichender Deutlichkeit feststellen, dass in der That die Zellen, welche diesen Zusammenhang bilden, genau denjenigen Zellen entsprechen, welche in dem vorher beschriebenen Schnitt die innere Lamelle des zukünftigen Urwirbels bilden. Während diese schon fast dorso-ventral gerichtet sind, zeigt Fig. 18 noch eine schräg aufsteigende Richtung der Zellen, deren unterste noch mit dem Entoderm resp. der Chordaplatte in Zusammenhang steht. Auf diesem und den vorhergehenden Schnitten ist die Lücke zwischen Darmepithel und Chordaentoblast so beträchtlich, dass sie fast wie ein Kunstproduct erscheint — aber die Abrundung der Ecken beider Bildungen beweist, dass es sich um eine natürliche Vertiefung handelt, welche durch die ausstülpungsartige Wucherung des Mesoderms hervorgebracht ward; ja wenige Schnitte weiter kopfwärts (Taf. 14 Fig. 17) ist ein deutlicher Canal zwischen beiden Ecken zu erkennen, welcher in Hohlräume des Mesoderms führt. Auf diesem Schnitt beginnt die Partie, welche die Verbindung des Mesoderms mit der Chordaplatte bildet, sich schon horizontaler gestellt zu zeigen, ja hier und da auch als dichtere Ansammlung von Zellen neben der Chordaplatte die Auffassung zu

unterstützen, als wenn sie allein den Urwirbelzellen den Ursprung gäbe. Dann folgen wieder mehrere Schnitte, auf denen keine Spur einer Continuitätstrennung zwischen Darmepithel und Chordaplatte zu bestehen scheint; zieht man aber die Richtung und Lage der Kerne der betreffenden Partien in Betracht, so kann man einen Unterschied gerade an der Stelle nachweisen, von wo die Wucherung des Mesoderms ausgegangen sein muss. aus welchem Unterschiede sich entnehmen lässt, dass auch ohne unmittelbare Unterbrechung dennoch die Mesodermbildung in derselben Weise erfolgt sei, wie bei den bisher beschriebenen Partien — was ja auch bei den meisten Squaliden und, wie wir sehen werden, bei anderen Exemplaren von *Torpedo ocellata* und *T. marmorata* geschieht. Auch der Chordaentoblast wird niedriger, je weiter oralwärts die Schnitte gelegen sind, so dass allmählich die Seitentheile, d. h. jene Zellreihe, aus welcher die muskelbildenden Elemente der Urwirbel hervorgehen, und der eigentliche Chordaentoblast als eine zusammenhängende breite Platte erscheinen, die aus einer einzigen Zellschicht besteht. Es lässt sich also mit ziemlicher Bündigkeit nachweisen, dass diejenigen Bezirke des embryonalen Entoderms, aus denen die Urwirbel sich aufbauen, auch den vordersten Abschnitten der späteren Prämandibularzellmassen nicht fehlen, so dass der Schluss, dass auch hier Urwirbel einstmals bestanden haben könnten, nicht abzuweisen ist, das Problem vielmehr zu der Frage sich umgestaltet, ob die betreffenden Zellen einmal actuell Urwirbel erzeugt, oder ob die Urwirbel eine spätere Differenzirung ursprünglich gleichartiger Verhältnisse geworden, die sich am Vorderkopf erhalten haben. Wer freilich die vordersten 10—50 Schnitte dieses Embryos mustert, wird es anfänglich schwer finden, diese feinen Unterschiede in der Lagerung der Zellen zu erkennen; aber wenn das Auge durch die Betrachtung der übrigen Schnitte geübt ist, wird man auch in der anscheinend ganz gleichmäßigen Anordnung der Zellen des vordersten Theils hier und da die Disposition zu den weiter rückwärts sich schon realisirenden Anlagen erkennen.

Ein etwas älterer Embryo von 1,1 mm Länge, XL 928, zeigt, dass die blinde Entodermkuppe sich schon etwas verlängert, resp. das Lumen des Entoderms sich von der Spitze schon etwas zurückgezogen hat. Die dorsale Zellmasse auf diesem soliden Vordertheil lässt aber erkennen, dass sowohl die Chordaplatte wie die seitlichen Urwirbelplatten vorhanden sind, auch bereits eine vorderste Entwicklung von Mesodermzellen stattgefunden hat. Freilich kann

man auf diesen vordersten Schnitten nicht constatiren, ob eine Continuitätstrennung der Entodermwandung Platz gegriffen habe an dem Ausgangspunkte der Mesodermwucherung, vielmehr sieht es aus, als seien die Mesodermzellen Abkömmlinge der Entodermzellen, neben denen sie gelagert sind. Erst wenn das Entodermlumen aufgetreten ist, erkennt man dieselbe Lagerung der Zellen und ihrer Kerne, wie sie vom vorigen Embryo beschrieben ward, und darf wohl annehmen, daß sie auch an den voraufgehenden Schnitten ähnliche Beziehungen enthalte. Dabei ist es bemerkenswerth, dass das Darmepithel von beiden Seiten bereits unterhalb der Chordaplatte zusammentrifft, die Spalte der Continuitätstrennung also fast horizontal unter der Chordaplatte gelegen ist, während auf den weiter caudalwärts folgenden Schnitten diese Spalten schräg stehen, und das Darmepithel noch von der Chordaplatte getrennt besteht, so dass am vordersten Theil des Kopfes das Darmrohr als solches geschlossen ist, während es im Hinterkopf und Rumpfe noch offen und nur durch die Chordaplatte gegen die Medullarplatte begrenzt wird. Leider ist es ganz unmöglich, zu unterscheiden, welche Schnitte dieses Embryos welchen späteren Körpertheilen entsprechen; das ist darum zu bedauern, weil es Unterschiede in den einzelnen Regionen schon jetzt giebt, die sich gerade auf die Bildung der Chordaplatte, der neben ihr liegenden Urwirbelplatten und auch der Mesodermwucherungen beziehen. Besonders die Urwirbelplatten sind auf den Schnitten 30—50 (die Schnitte betragen 5 μ!) weniger ausgeprägt als auf den Schnitten zwischen Nr. 20—30 und eben so nach dem 50. Schnitte. Es wäre interessant, feststellen zu können, ob dies die spätere Mandibularhöhlengegend sei, oder ob sie noch zu der Prämandibularzellmasse gerechnet werden könnte.

Bei einem anderen, wenig älteren Embryo XL 923 findet sich keine Spur eines Zusammenhangs der Urdarmhöhle mit irgend welchen Hohlräumen der Mesodermmassen; wohl aber ist an verschiedenen Stellen des Körpers, sowohl im späteren eigentlichen Rumpf, als auch im Bereich des Kopfes der Zusammenhang zwischen der eigentlichen Darmwand und der Chordaplatte unterbrochen: diese Unterbrechungen gleichen denjenigen, welche Swaen l. c. Taf. 15 Fig. 12 u. 15 abbildet. Am Vorderkopfe sind sie nicht zu finden, vielmehr sieht man eine dünne Verbindungslamelle der Darmwand sich unter der Chorda- und Urwirbelplatte von einer Seite zur anderen erstrecken. Auch an diesem Embryo kann man sehr gut constatiren, dass die Zellen, welche den eigentlichen Urwirbel herstellen,

aus den der Chordaplatte nächstgelegenen Zellen hervorgehen, und kann Anhaltspunkte dafür gewinnen, dass aus diesen Zellen auch die unteren, ventral gelegenen Zellen des Urwirbels hervorgehen, so dass die Wandung der Mesodermwülste, welche von der Darmwand her sich bildet, nicht an der Bildung des Urwirbels sensu strictiori Antheil zu nehmen, vielmehr in die Bildung der visceralen Cölomwandung aufzugehen scheint.

An verschiedenen 1,2—1,4 mm messenden Embryonen kann man mancherlei Varianten in der Bildung der vorderen Mesoderm- und Chordaanlagen gewahren. Bei XI 921 sieht man die Chordaanlage fast ganz in die Wandung des Vorderdarms aufgenommen und ihren Zusammenhang mit den Mesodermwülsten auf je drei bis vier, weit aus einander gerückte Zellen reducirt, welche gleichfalls beinahe in die dorsale Darmwand eingefügt erscheinen; an mehreren anderen Stellen ist die Chordaanlage scharf wie durch einen Schnitt von der Darmwand getrennt, gleich darauf aber gehen beider Zellen wieder so in einander über, dass man keine Spur einer Trennung erkennen kann.

Der Embryo XI 927 seinerseits lässt wesentlich andere Verhältnisse erkennen. Es ist an demselben nicht nur eine dorsale Trennung der Darmwand zu beobachten, wie wir sie unter der Chordaanlage im Vorderkopf zu finden erwarten durften, sondern die Chordaanlage selbst ist in zwei gleiche Hälften geschieden, so dass es erscheint, als sei die Chorda überhaupt nicht angelegt, vielmehr nur eine sehr viel stärkere Ausbildung der Urwirbelanlage auch am Vorderkopf vorhanden. Je weiter caudalwärts aber die Schnitte fallen, um so mehr sieht man die Zellen der anscheinend nur die Urwirbelanlage bildenden Abschnitte sich theilen, die innere Partie sich von der äußeren absetzen und zu je zwei kleineren dorsalen Vorwölbungen sich umgestalten, die sich separat in die darüber liegende Medullarplatte hineindrängen, schließlich aber weiter caudalwärts zusammenfließen, eine größere Vorwölbung bilden und dann eben als die Chordaanlage sich zu erkennen geben, unter der die beiderseitigen Darmwandungen sich vereinigen.

An einem Embryo von 2 mm Länge, XI 933, den ich, weil er bereits eine Hirnbeuge besitzt, in Keilschnitte zerlegen ließ, findet man das Vorderende der Chordaanlage in recht unregelmäßiger Weise geformt resp. auch gelagert. Innerhalb der vordersten Zellmasse, aus welcher die Prämandibularhöhlen hervorgehen, ist die Chordaanlage nicht mehr als separate Bildung zu unterscheiden, wie das

ja auch bei anderen Embryonen nicht gelingt; die ganze Zellmasse schließt promiscue Chorda- und Urwirbelanlage in sich ein; caudalwärts freilich erkennt man in dieser Zellmasse eine mediane Vorragung einiger Zellen, welche wohl den letzten Rest einer Chordaanlage bilden; neben ihnen lagern einige Zellen, welche die Urwirbelanlage darstellen; darunter die blinde, aber ausgedehnte Darmkuppe und auf den Seiten die »Flügel«, aus denen vorn sowohl die eigentlichen Prämandibularhöhlen sich aufbauen, wie sie auch auf der äußersten Seite die Zellelemente enthalten, welche bei Squaliden zur Platt'schen Kopfhöhle sich ausgestalten, die aber bei *Torpedo* nicht mehr als separates Gebilde eine Sonderformation der ersten Entwicklungsstadien bildet. Nach hinten gehen diese »Flügel« der Prämandibularmasse unmittelbar in die Seitentheile der Mandibularhöhle über, anfänglich ohne irgend welche Unterbrechung, welche erst in den folgenden Stadien sich einstellt, um Mandibular- und Prämandibularhöhlen zu sondern. Das Wesentliche, was man an diesem Embryo beobachten kann, ist wiederum die Abnahme der Urwirbelpartie an den Abschnitten des Mesoderms, welche später gerade die Trennung zwischen Mandibular- und Prämandibularhöhle bilden: vielleicht sind an dieser Stelle, welche also der späteren Sattellehne entspricht, die Urwirbel ausgefallen und werden schon im Embryo nicht mehr deutlich angelegt, was sehr begreiflich wäre, da sich später gerade an dieser Stelle die allerfesteste Knorpelbasis des Schädels herstellt, und desshalb jede Muskulatur zwecklos erscheinen lässt. Wir werden später erkennen, dass dieser Ausfall resp. Verminderung der Urwirbelmuskulatur auch den Ausfall resp. die Lücken der vorderen Spinalnerven zur Folge zu haben scheint, welcher zwischen Abducens und Oculomotorius besteht. Ich will hier nur kurz auf diesen Umstand hinweisen, um dadurch die principielle Bedeutung der Reductionsvorgänge hervorzuheben, die sich hier zutragen, und die es nöthig machen, die Einzelheiten der Mesodermbildung schon in diesen frühesten Stadien genau zu verfolgen und kennen zu lernen.

Auf den weiteren Schnitten ist die Chordaanlage excentrisch zu finden und in ihrer cellulären Bildung sehr unregelmäßig: offenbar ist auch dieser Abschnitt der Chorda nicht mehr zur Function bestimmt, und in der That finden wir bei *Torpedo* die Chordaspitze bei Embryonen von 3—4 mm Länge nicht mehr in Contact mit den Zellen der Prämandibularhöhlen resp. den Elementen der Zwischenplatte. Noch später geht ja auch die ganze vordere Chordapartie

zu Grunde, auch diejenigen Abschnitte, welche in den Anfangsstadien der Embryonalentwicklung ausführlicher angelegt werden.

Will man die Verhältnisse des Mesoderms incl. der Chordaanlage im Vorderkopf in weiteren Stadien auf Querschnitten verfolgen, so bedient man sich am besten der Horizontalschnitte durch den ganzen Embryo, weil dieselben wegen der Hirn- und Kopfbeuge den Vorderkopf in querer Richtung treffen. Solche Schnitte, wie sie die Embryonen XXXVIII 207, 302 und 303 aufweisen, lehren, dass die Prämandibularmasse noch undifferenzirt liegen bleibt, während die Mandibularhöhlen bereits ein Lumen gewinnen und auch eigene ventrale Abschnitte aufweisen, aus denen später die Adductormuskulatur entsteht. Diese ventralen Abschnitte, welche den eigentlichen Cölomwandungen gleichwerthig sind, fehlen, wie es scheint, den Prämandibularhöhlen; ob sie ihnen immer gefehlt haben, oder nur durch die Umwandlungen der gesammten Configuration des Vorderkopfes unterdrückt oder verborgen sind, bleibe dahingestellt und eine später vorzunehmenden Erörterung (siehe letztes Capitel »Erwägungen« etc.!) reservirt. Man kann aber sehr deutlich erkennen, dass zumal durch die Ausstülpung der Kopfplatten des Medullarrohres behufs Bildung der Augenblasen der Binnenraum des Kopfes so beschränkt wird, dass ein ventraler Abschnitt der Prämandibularmasse keine Gelegenheit zur Anlage resp. Entfaltung finden würde – womit freilich nicht behauptet werden soll, dass, falls ein ventraler Abschnitt der Prämandibularhöhlen functionelle Verwendung gefunden oder behalten hätte, nicht ein geeigneter Raum zu seiner Entfaltung im Embryo hätte hergestellt werden können. Es ist meines Erachtens sogar wahrscheinlich, dass die Materialien, aus denen bei Squaliden die Platt'sche Kopfhöhle gebildet wird, einstens auch Cölomplatten im Vorderkopf bildeten, die aber noch früher weggeschafft wurden als die Platt'sche Kopfhöhle resp. ihre Derivate selber, und wie diese bei den verschiedenen Squaliden in verschiedenen Recapitulationsetappen doch zu Grunde gehen und schon bei *Torpedo* gar nicht mehr gesondert angelegt werden, so ist wahrscheinlich bei allen Selachiern resp. bei allen Vertebraten die präorale Cölompartie gänzlich, auch in ihrer ursprünglichsten Anlage, beseitigt worden.

Stellt man sich die phylogenetische Vergangenheit des präoralen Mesoderms derartig vor, so gewinnt man ein Verständnis für eine Menge Einzelheiten der Bildung der Prämandibularzellmasse und besonders für den Unterschied in der Bildung der Platt'schen Kopfhöhle

bei Squaliden und *Torpedo*. Die Zellen, welche bei den Squaliden die Platt'sche Kopfhöhle herstellen, werden offenbar auch bei *Torpedo*-Embryonen von Anfang an gebildet, sondern sich aber nicht mehr von den übrigen, aus denen die spätere Prämandibularhöhle hervorgeht. Dies erkennt man besonders an solchen Stadien, welche denen der Squaliden entsprechen, in denen diese Zellen noch ungeformt außen an den aufgerichteten seitlichen Rändern der Prämandibularzellmasse sich finden. Die Bilder bei *Torpedo*-Embryonen gleichen durchaus denen der Squaliden; wie aber schon bei diesen Unterschiede in der Ausbildung der Platt'schen Kopfhöhle zu constatiren sind, welche sich auf ihre relative Ausdehnung und Abgesondertheit beziehen, so sind diese Unterschiede bei *Torpedo* wahrscheinlich noch weiter gegangen und haben zur völligen Unterdrückung jeder Absonderung geführt: das zu ihrer Anlage gehörige Zellmaterial bleibt von vorn herein in der Masse der Prämandibularhöhlen gelagert und scheint nur als Verstärkung der seitlichen Kante eine Zeit lang zu bestehen — worüber weiter unten berichtet werden soll.

Will man aber die Beziehungen zwischen Prämandibularzellmassen und Mandibularhöhlenelementen bei *Torpedo* mit denjenigen vergleichen, die wir oben bei *Acanthias* feststellen konnten, so geschieht das am besten auf Sagittalschnitten.

Zunächst muss constatirt werden, dass die jüngsten Embryonen von *Torpedo ocellata* in ihrer äußeren Gestalt von denen von *Acanthias* abweichen, und dass diese Abweichungen sich wesentlich auf die Verhältnisse des vorderen Körperendes beziehen. Während letzteres bei *Acanthias* ausgezogen und zugespitzt erscheint, zeigt *Torpedo ocellata* bei Embryonen von 1 mm Länge, an denen etwa 4—6 Urwirbel zu erkennen sind, ein kurzes, abgerundetes, ziemlich massives Vorderende (XXXIX 570). Die Chorda ist auf diesem Stadium noch fast auf der ganzen Länge mit dem Entoderm verbunden, auf dem vorderen Viertel ist sie nicht separirt zu erkennen.

Ein kaum messbar größerer Embryo XXXIX 580 mit allerdings bereits bestimmter geformten 6 Urwirbeln zeigt eine Zunahme der Mesodermelemente an der vorderen Kuppe des Entoderms. Taf. 4 Fig. 1 u. 2 geben davon ein ziemlich genaues Gesammtbild. Die Kuppe ist nicht nur eine einfache Zunahme der vorderen abgerundeten Entodermwand, sondern macht den Eindruck eines Anwachsens der Mesodermelemente in Gestalt eines sich etwas zuspitzenden Kegels. Will man eine andere Art, den Zustand auszudrücken, anwenden, so kann man sagen: die Entfernung zwischen dem Lumen des Ento-

derms und der Spitze der Mesodermkappe hat sich vergrößert — dabei bleibt unausgesprochen, ob sich die Mesodermzellmasse vergrößert, oder das Lumen des Entoderms zurückgezogen hat. Letzteres geschieht jedenfalls auf den späteren Stadien — wie wir es ja auch schon bei den Squaliden constatiren konnten; eine Zunahme der Mesodermzellen zur Bildung der Prämandibularzellmasse erfolgt gleichfalls; ob beide Processe gleichmäßig einsetzen, möge zunächst dahingestellt bleiben. Auch bei diesem Embryo ist die Chorda noch fast auf der ganzen Länge dem Entoderm angelöthet. Bei anderen Embryonen, die sogar größer sind und schon 10 und mehr Urwirbel frei erkennen lassen, wie XXXIX 579 und 604, ist ein Anwachsen weder der Prämandibularzellmasse noch der Distanz zwischen ihrer Spitze und dem Lumen des Darmes zu constatiren — so dass also Schwankungen vorliegen, denen vielleicht keine Bedeutung zuzumessen wäre. Bei den beiden eben genannten Embryonen ist die Chorda schon auf weite Strecken von dem Darm abgerückt, nur vorn und hinten steht sie noch im Verband mit dem Entoderm.

Die bisher beschriebenen Embryonen zeigten noch durchaus offene Medullarplatten; der Anfang zur Rohrbildung ward zwar schon gemacht, aber die Kopfplatten klafften noch aus einander. Dennoch kann man schon an diesen Stadien sehen, dass frühzeitig ein Zurückweichen der Prämandibularzellmasse resp. des Entoderms aus der Spitze des Kopfes zwischen den Medullarplatten und dem sich daran schließenden Ectoderm stattfindet, wodurch Medullarplatten und Ectoderm mit ihren einander gegenüber liegenden Flächen sich berühren. Dieser Process dehnt sich zusehends weiter aus, je weiter die Kopfentwicklung geht, und wenn sich die Medullarwülste völlig geschlossen haben, und nur noch der vordere Neuroporus als Communication des Binnenraumes mit der Außenwelt längere Zeit bestehen bleibt, so kann man sehen, dass die Prämandibularzellmasse resp. das vorderste Stück des Entoderms sich immer weiter von dem Rande des Neuroporus, an den es doch von Anfang an anstieß, zurückzieht. Hierin unterscheidet sich *Torpedo* wiederum von den Squaliden und besonders von *Acanthias*, bei welchem, wie Taf. 9 Fig. 7—12 lehren, die Prämandibularzellen bei schon gänzlich geschlossenem Medullarrohr noch bis an den vorderen Neuroporus heranreichend gefunden werden.

Wie aber bei *Acanthias* eine Trennung der Prämandibularzellmasse in einen vorderen und einen hinteren Theil eintritt (vgl. oben pag. 128) so geschieht auch etwas Ähnliches bei *Torpedo*, wie die

olgende Darstellung ergeben wird. Wie Taf. 14 Fig. 10 ergiebt, eigt der 3 mm lange Embryo XXXVIII 81 bei noch weit offenem Neuroporus eine beginnende Knickung des Medullarrohres bei *Sa* nd eine Ausdehnung der Prämandibularzellmasse bis *ro*. Dieser 'unkt *ro* bedeutet topographisch den späteren Recessus opticus; die eichte Einbuchtung, welche sich hier gewöhnlich einstellt in den üngeren Entwicklungsstadien, verläuft nach den Seiten in die sich llmählich ausstülpende primäre Augenblase. Bis an dieselbe also eicht in diesen Anfangsstadien die Prämandibularmasse, die sich ereits aus dem davor liegenden Zwischenraum zwischen Medullarand und Ectoderm zurückgezogen hat. Die Grundfläche des Vorderund Zwischenhirns, welche von dieser Einbuchtung bei *ro* bis *Sa* eicht, entwickelt aus sich in den späteren Stadien das Infundibulum nd den Saccus vasculosus, das Tuberculum inferius und superius nd zwischen Opticus und Infundibulum die von HALLER so genannte amina postoptica. Es ist nützlich, schon jetzt diese Differenzirungsroducte ins Auge zu fassen, da sie für die topographischen Bestimungen bei den weiteren Umgestaltungen der Prämandibulargegend ilfreiche Daten liefern können. Vergleichen wir nun das Bild dieses mbryos mit den bereits citirten Fig. 7—12 auf Taf. 9 von *Acanthias*mbryonen, so bemerken wir, dass bei diesen die Prämandibularellmassen noch weit über den Recessus opticus hinausreichen, bis n die Gegend, wo sich später die Nasengruben bilden; dort bleibt ogar die vordere Partie der Prämandibularzellmasse eine Zeit lang on der hinteren abgetrennt liegen.

Eine ähnliche abgetrennte Partie der Prämandibularzellmasse ommt nun auch bei einer Anzahl von *Torpedo ocellata*-Embryonen or, aber sie liegt weiter zurück, wie Taf. 14 Fig. 13 erweist. Der mbryo XXXVIII 76, von dem diese Abbildung stammt, misst 4 mm, at also schon eine beträchtliche Wucherung der Ganglienleisten im opf aufzuweisen, aber es lässt sich leicht feststellen, dass ihr Vorchreiten ventralwärts noch nicht so weit gediehen ist, um bis an ie Stelle zu gerathen, wo diese linsenförmige Zellmasse zwischen Iedullarwand und Ectoderm sich findet. Es bleibt somit keine andere rovenienz derselben übrig, als die Prämandibularzellmasse, und wenn ir einen anderen Embryo (XXXIX 621) zur Vergleichung heranziehen, o können wir an demselben constatiren, dass derselbe, welcher nur ,7 mm misst, dieselbe Zellmasse an derselben Stelle erkennen lässt, ugleich aber noch eine dünne Schicht von Zellen, welche die Verindung zwischen ihr und dem Haupttheile der Prämandibularzell-

masse bildet — wodurch die Provenienz jener abgetrennten linsenförmigen Zellmasse dargelegt wird (Taf. 14 Fig. 11).

Man findet diese Zellmasse noch an einer beträchtlichen Anzahl anderer Embryonen desselben oder um Weniges älterer Stadien; später scheint sie zu Grunde zu gehen.

Dieses kleine Zellklümpchen ist schon vor einigen Jahren Gegenstand einer besonderen Arbeit Chiarugi's geworden, unter dem Titel »Di un organo epiteliale situato al dinanzi della ipofisi ecc. di *Torpedo ocellata*« (Monit. Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 37—56). Auch Chiarugi vergleicht es mit den durch Miss Platt und Hoffmann bei *Acanthias* beschriebenen vordersten Partien des Entoderms, ist aber überrascht, dass bei *Torpedo*, wo keine Spur einer Platt'schen anterior head cavity gefunden werde, sich doch die verbindende Partie dieser vordersten Kopfhöhlen, als welche dieses vorderste Stück des Entoderms von Miss Platt und Hoffmann angesehen werde, länger erhalte, als bei *Acanthias*. Diese Verwunderung Chiarugi's würde wahrscheinlich schwinden, hätte er ein vergleichendes Studium all dieser Bildungen vorgenommen. Er würde dann zunächst haben feststellen können, dass ein der Zwischenplatte — dem Mittelstück der eigentlichen Prämandibularhöhlen vergleichbares Zwischenglied — oder »tratto di congiunzione« für die Platt'schen Kopfhöhlen bei *Acanthias* überhaupt nicht besteht; was dafür gehalten wird, ist entweder der vorderste Rest des wirklichen Entoderms, der von dem hinteren Stück abgetrennt worden ist, eben so wie die kleine linsenförmige Zellmasse bei *Torpedo*, oder es sind Mesectodermzellen, welche die Platt'schen Kopfhöhlen allmählich von allen Seiten einhüllen und desshalb an der Stelle, wo sich diese mit ihren vorderen Theilen am nächsten treten, eine Art gemeinsamer Brücke herstellen. Jene Zwischenplatte der Prämandibularhöhlen dagegen wird, wie wir oben sahen, aus dem durch den Ausfall der Chorda ermöglichten Zusammentritt und Verschmelzung derjenigen Urwirbel gebildet, welche zu den vordersten Partien der Mandibularhöhlen gehören, aus welchen der Obliquus superior entsteht; somit sind sie nicht entodermatisch und noch weniger mesectodermatisch und lassen sich nicht mit jenen vorderen Gebilden vergleichen. Wenn Chiarugi weiterhin die fragende Vermuthung ausspricht, ob nicht zwischen diesem seinem organo preipofisario und dem darunter liegenden Ectoderm »intime connessioni che possono far supporre la primitiva esistenza di una comunicazione fra la superficie libera del corpo e il fondo

lell' intestino preorale« bestanden haben könnten, so werden wir im weiteren Verlauf dieser und anderer späterer Studien auch dieser Frage näher treten, hier aber wenigstens so viel bemerken können, lass man an vielen Embryonen von *Torpedo* sehr wohl beobachten kann, wie durch das Zusammenrücken der Hirnwand mit dem Ectoderm die dazwischen liegenden vorderen Zellmassen des Entoderms resp. der Prämandibularhöhlen in den Verband eben sowohl der Medullarwand, wie auch des Ectoderms eingepresst werden, dass aber dieses Einpressen schwerlich als Recapitulation einer ursprünglichen organischen Verbindung aufgefasst werden darf, vielmehr rein mechanisch als Vorstadium des Zugrundegehens resp. der Absorption dieser zu keiner functionirenden Bildung gelangenden Zellen. Als Beispiel dieses Eingepresstseins in die Medullarwand diene der 5 mm lange Embryo XXXVIII 72 auf Taf. 14 Fig. 15. Einen der prägnantesten Fälle stellt der Embryo XXXIX 614 von 4,3 mm Länge dar (Taf. 14 Fig. 14). Bei demselben scheint der Anfang einer Blasenbildung, wie Chiarugi sie noch bei wesentlich älteren Embryonen gefunden hat, vorzuliegen. Bemerkenswerth ist aber, dass für die gesammte Bildung, für welche ich den Namen Chiarugi'sche Blase vorschlage, etwas seitlich das Ectoderm eine besondere Vorwölbung bildet, also wohl durch das Vorhandensein der Chiarugischen Blase zu dieser Ausstülpung gezwungen worden ist. Einer solchen Ausstülpung oder Vorwölbung begegnet man oft genug bei anderen Embryonen — aber oft fehlt die entsprechende entodermale Zellmasse im Lumen derselben, das vielmehr hohl ist, oder es ist eine Zellmasse darin, aber so eng mit den Wandungen der Ausstülpung verbunden, dass man keinen Unterschied zwischen Wandungszellen und den das Lumen ausfüllenden Zellen bemerken kann — hat dann also den Fall vor sich, wo dieser letzte entodermatische Rest, intim mit dem Ectoderm verbunden, in dasselbe aufgenommen worden ist, wie bei Embryo XXXIX 620 auf Taf. 14 Fig. 12. Man mag nun darüber streiten, ob diese Chiarugi'sche Blase nur dem eigentlichen Entoderm angehört, also der vorderste Theil eines früher bis an den Neuroporus sich erstreckenden Darmes gewesen, oder ob auch Zellenelemente der Platt'schen Kopfhöhle darin enthalten sind; es wird wenig darauf ankommen, wie das entschieden wird — was wichtig an diesem rudimentären Organ ist, betrifft Fragen, die mit der ganzen Auffassung der phylogenetischen Vergangenheit des Vorderkopfes in Zusammenhang stehen und desshalb auch nur in größerem Zusammenhange erörtert werden können;

einzelne Befunde dieser oder jener Bildung können durch sich allein nichts entscheiden.

Ich wende mich nun zu den Anlagen und Gestaltungen, welche der hintere Theil der Prämandibular-Zellmasse, also die eigentlichen Prämandibularhöhlen und ihr sie verbindender mittlerer Theil, die sog. Zwischenplatte, durchmachen.

Ich habe auf pag. 18—20 (Studie 23) die Phänomene beschrieben, welche mit der ersten Anlage der Prämandibularhöhle verbunden sind und die Darstellung der Kopfbeuge so weit geführt, um begreifen zu lassen, dass die Ausbildung dieser Anlage so zu sagen durch Raummangel gehemmt ward. Während die Mandibularhöhle, zwar auch langsamer fortschreitend, als die Occipital- und die vorderen Rumpfmetameren, doch schon eine seitliche Entfaltung erreicht, bleibt die Zellmasse, welche die Prämandibularhöhle in ihren ersten Stadien repräsentirt, fast unverändert liegen, auch wenn bereits der Schluss des Medullarrohres eingetreten, und die Kopfbeuge bis zur Knickung der ventralen Ectodermpartie des Vorderkopfes und der Bildung jenes, in der obigen Darstellung oft erwähnten Scheitelpunktes vorgedrungen ist. Erst dann fangen auch in der eigentlichen Prämandibularhöhle Differenzirungen an. Diese Differenzirungen werden wir am besten darstellen, wenn wir von vorn herein einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte in der weiteren Ausbildung der Prämandibularhöhle unterscheiden. Die seitlichen Abschnitte liefern die dauernden Producte des ganzen Gebildes, die Augenmuskeln; der mittlere Abschnitt geht in späteren Embryonalstadien als gesonderte Bildung zu Grunde oder betheiligt sich nur an dem Aufbau von Skelett-Elementen, die wir hier nicht ins Auge fassen. Man kann desshalb wohl von der prospectiven Potenz des die seitlichen Abschnitte bildenden Zellmaterials sprechen und diese Potenz als den führenden Gesichtspunkt bei der Umwandlung und Ausgestaltung der gesammten Prämandibularhöhle in den Vordergrund stellen. Aber man würde Unrecht thun, die Evolutionen und Schicksale des mittleren Abschnittes desshalb geringer anzuschlagen, weil aus ihm keine dauernden Bildungen oder nur solche hervorgehen, welche am Aufbau der bindegewebigen resp. knorpligen Schädelgrundlage sich betheiligen. Darf man von der prospectiven Potenz der seitlichen Abschnitte sprechen und ihnen dadurch Bedeutung verleihen, so kann man mit eben so viel Nachdruck auf die retrospective Potenz des mittleren Abschnittes hinweisen, welche für die Erkenntnis der morpho- und phylogenetischen Processe von beträchtlicher Bedeutung ist.

Der mittlere Abschnitt bleibt für einige Zeit hinaus mit dem blinden Ende des Vorderdarms in cellulärem Zusammenhang: er besteht aber, wie wir schon bei *Acanthias* sahen, zum größeren Theil aus Mesoderm, nur seine ventrale Schicht dürfte man für eigentliches Entoderm erklären. Für diesen Abschnitt habe ich die Bezeichnung »Zwischenplatte« adoptirt, welche Davidoff in seiner Darstellung »Über präoralen Darm und die Entwicklung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien« gebraucht, und ebenso die Oppel'sche Bezeichnung der seitlichen Theile als »Flügel«. Die seitlichen Abschnitte bilden nur eine Fortsetzung der mittleren Masse, die sich in den seitlichen Raum zwischen Medullarwandung und Ectoderm hinein erstreckt, so weit dieser, anfänglich sehr enge Raum es erlaubt.

Die beginnende Differenzirung dieser zuerst soliden Zellmasse zeigt sich bei Embryonen von 3—4 mm in den seitlichen Abschnitten in den »Flügeln«; in ihnen tritt eine centrale Höhlung auf, und die sie umschließenden Zellen ordnen sich epithelartig an. Dieser Hohlraum tritt zuerst als ein schmaler Spalt auf, der sich mit den »Flügeln« zwischen Ectodermwand und spätere Augenplatte hineinschiebt; wir werden weiterhin sehen, welche Bedeutung dieser Spalt und seine Wandung später erlangen. Näher der Mitte zu nimmt dieser Spalt kreisförmige Conturen an, endet aber, bevor die eigentliche »Zwischenplatte« erreicht wird. Auf Sagittalschnitten liegen diese so mit Hohlraum versehenen Flügel zwischen dem Ectoderm der Kopfbeuge, der Unterseite des Vorderhirns und dem Vorderrande der Mandibularhöhle; verfolgt man die Schnitte weiter gegen die sagittale Mittelebene, so gehen die Flügel in die solide Zwischenplatte über, welche wiederum vom Ectoderm der Kopfbeuge, der Unterseite des Vorderhirns, aber nicht mehr von der Mandibularhöhle sondern von der Vorderwandung des großen Sinus cephalicus begrenzt wird; weiter gegen die Mittelebene zu tritt dann der Zusammenhang des Entoderms mit der Zwischenplatte auf, der wie ein Isthmus zwischen Sinus cephalicus und Ectoderm der Kopfbeuge sich erstreckt und sich in dieser Lage bis an den Flügel der anderen Seite erhält, der dann wiederum nach hinten von der Mandibularhöhle begrenzt wird. Auf Horizontalschnitten desselben Stadiums von 4 mm Länge (XXXVIII 147) sieht man, wie dicht unter dem ventralsten Theil des Sinus cephalicus, und nachdem die Mandibularhöhlen beiderseits ihre viscerale Wandung der Mittellinie so nahe als möglich gebracht haben, eine nahezu formlose Zellmasse dem Vorderende des Entoderms sich anschließt, mit demselben mehrfach so zusammen-

hängt, dass man nicht weiß, wo das Eine anfängt und das Andre aufhört, unter dem Unterrande des Vorderhirns sich quer hinüber erstreckt, auf den weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten zwischen Vorderhirn und Ectodermwandung liegt und, seitlich sich fortsetzend, die schmalen Höhlungen der Flügel aufweist.

Bei Embryonen von 5 mm Länge (XXXVIII 23) macht die Differenzirung weitere Fortschritte. Auf Sagittalschnitten sieht man, dass trotz der weiteren Zunahme der Kopfbeuge doch eine größere Raumentfaltung auch der Prämandibularhöhle erlaubt, sich freier zu gestalten. Zunächst erlangt die Höhle der Flügel eine größere Ausdehnung. Die Zellen der Wandung liegen in doppelter Schicht um dieselbe herum, ihre Ausdehnung hat nach allen Richtungen zugenommen, besonders auch in der Richtung gegen die Zwischenplatte. Die Mandibularhöhlenwandung bildet die hintere Begrenzung der seitlichen oder Flügelabschnitte, und der untere, hintere Winkel der seitlichen Theile der Prämandibularhöhle steht sogar bei einigen Embryonen in deutlichem Zellenzusammenhang (XXXIX 613, II 7, III 4 mit dem ursprünglich ventral liegenden, jetzt aber schon aufwärts gerichteten Vorderrande der Mandibularhöhle. Die Zwischenplatte beginnt gerade an dieser Stelle; es ist desshalb bemerkenswerth, dass auf den Sagittalschnitten, welche nun folgen und mehr nach der sagittalen Mittelebene gerichtet sind, eine neue Höhlung entsteht, die aber vor den Schnitten der eigentlichen Mitte wieder aufhört. Von dieser zweiten, mehr nach innen gelegenen Höhle setzt sich die Zwischenplatte dorsalwärts in Gestalt lockerer Zellen fort, wird aber durch die vordere Wandung des Sinus cephalicus, dem sie sich anschließt, concav eingedrückt; gerade in der Mittelebene liegt aber, dorsal von der Wandung der Blase des Sinus cephalicus, das verdünnte vorderste Chordaende, welches freilich mit dem dorsalen Abschnitt der Zwischenplatte im Unterschied von der Mehrzahl der Selachier bei *Torpedo* nicht in Zusammenhang steht. Dieses Mittelstück der Zwischenplatte steht weiterhin aber in directem zelligem Contact mit der vordersten Partie des Entoderms, welche gerade wie bei dem 4 mm messenden Embryo XXXIII 255, sich als Isthmus zwischen Sinus cephalicus und Kopfbeuge-Ectoderm von dem Vorderdarm gegen dieses Mittelstück erstreckt. Diese Gestaltung der Prämandibularhöhle findet sich bei einem halben Dutzend anderer, 5 mm Länge messender Embryonen wieder. Die einzige Variante ist, dass der Sinus cephalicus mal kleiner, mal größer ist, wesshalb die Zwischenplatte in ihrer Höhe variirt.

An einem horizontal geschnittenen Embryo (XXXVIII 99) erkennt man aber eine nicht uninteressante Variante, welche das Vorhandensein einer zweiten, dorsaler und frontaler gelegenen Höhle in der Zwischenplatte aufweist.

Dicht auf den Schnitt, welcher die frontal-ventrale Wandung des Sinus cephalicus getroffen hat, folgt ventralwärts ein Schnitt, welcher die dorsale Wandung der Zwischenplatte in ihrer ganzen Breite streift. Auf beiden Seiten stößt sie an die viscerale Wandung der Mandibularhöhle an, caudalwärts trifft sie auf die frontale Spitze des Scheitelpunktes der Kopfbeuge. Auf dem nächsten Schnitt ist dasselbe Bild zu sehen, nur ist die zellige Wandung der Zwischenplatte sehr viel klarer und vollständiger zu erkennen. Auf dem dritten, ventralwärts folgenden Schnitte, der auf Taf. 16 Fig. 13 abgebildet ist, sieht man 4 Lumina angeschnitten, 2 seitliche und 2 mediane; letztere sind schärfer conturirt, liegen auch dorsaler als die andern. Auch auf dem nächsten Schnitte sieht man diese 4 Hohlräume, die beiden seitlichen nehmen an Größe zu, die medianen aber nicht. Auf dem folgenden Schnitt werden die seitlichen noch größer, die medianen zeigen ihre noch ausgehöhlte ventrale Wandung, hören also im nächsten Schnitt völlig auf. Unter einander stehen diese 4 Hohlräume in keiner Verbindung. Sehr wesentlich aber ist, dass von den seitlichen Höhlen auf dem Schnitt, der die letzten Spuren der medianen aufweist, jederseits je eine zellige Verbindung an die Kuppe des blinden Vorderdarms, also des Entoderms, sich erstreckt; diese zellige Verbindung bringt die Wandungen der seitlichen Hohlräume, wo sie gerade an die Zwischenplatte angrenzen, sowohl mit dem Entoderm, als auch, da gerade an dieser Stelle das blinde Ende des Entoderms mit der Kuppe des durch die Kopfbeuge eingeknickten ventralen Ectoderms in Berührung tritt, mit dem Ectoderm in Verbindung. Wir werden diesen Bildungen noch weiter begegnen.

Auf dem nächsten Schnitt hört die Zwischenplatte, in der jene beiden medianen Hohlräume gelegen waren, auf, nur die »Flügel« mit ihren großen Höhlen beharren, und diese Höhlen werden dabei noch größer, ihre äußere Wandung reicht unter dem vordersten, äußersten Winkel der Mandibularhöhle bis an das seitliche Ectoderm, und so setzen sich diese Höhlungen mit ihren Wandungen ventralwärts bis an den Hinterrand der Augenplatte fort.

Dass die hier beschriebene »Variante« nicht ein rein zufälliges Nebeneinander von Hohlräumen bildet, beweisen aber andre Embryonen,

so z. B. XXXVIII 103, gleichfalls von 5 mm Länge. Auch bei diesem Embryo existiren die beiden medianen Hohlräume, ja fast möchte man sagen, dass noch zwischen ihnen, gerade in der Mitte ein dritter, ähnlicher Hohlraum sich zeigt, der sogar dorsalwärts höher hinaufreicht und auf Horizontalschnitten eher erscheint, als die neben ihm liegenden, von denen der linke mit dem mittleren sich verbindet. Auch die Verbindungsstränge mit den großen seitlichen Hohlräumen und ihren Wandungen sind deutlich zu erkennen, zeigen sogar ein sie durchsetzendes schmales Lumen, das von den seitlichen Hohlräumen schräg auf die Kuppe des blinden Entoderms resp. den Scheitelpunkt der ectodermalen Kopfbeuge zu gerichtet ist.

Prüft man nun Sagittalschnitte von gleich großen Embryonen, so ergiebt sich das Folgende.

Bei dem Embryo XXXVIII 23 treffen die Schnitte zunächst zwischen der Mitte der primären Augenblase und der vordersten Höhlung der Mandibularhöhle auf die äußere, seitliche Wandung der Prämandibularhöhle, also des »Flügels«. Auf den zwei folgenden, 7,5 μ messenden Schnitten ist die Höhlung dieses Flügels durchschnitten, auf dem folgenden wird die Prämandibularhöhle wieder solid und geht in die Zwischenplatte über. Nach drei weiteren Schnitten tritt wiederum ein kleines Lumen auf, das sich auf dem folgenden Schnitt birnförmig erweitert, mit dem schmaleren Ende caudalwärts gerichtet. Nach weiteren zwei Schnitten tritt dorsalwärts ein neues Lumen auf, noch ehe das eben beschriebene geschlossen wird. Auf den nächsten Schnitten sind beide geschlossen, die Vorderwand des Sinus cephalicus liegt der quer durchschnittenen Zwischenplatte dicht an bis über die Medianebene hinaus, in der eigentlich von hinten her und dorsalwärts die Chorda über dem Sinus cephalicus in die Zwischenplatte einmünden sollte — was indess, wie schon hervorgehoben, bei den Embryonen von *T. ocellata* auffallender Weise unterbleibt, da die Chorda vor dem Sinus cephalicus aufhört. Bei diesem Embryo ist auch bereits der schmale Isthmus, welcher die Zwischenplatte mit der blinden Kuppe des Vorderdarmes verbindet, unterbrochen, die Verbindung unterbleibt. Wohl aber besteht, wenn nicht eine Verbindung, so doch eine Berührung zwischen dem unteren Ende der seitlichen Abschnitte der Prämandibularhöhle mit dem ventralen, jetzt aber schon schräg aufwärts gerichteten Vorderrande der Mandibularhöhle, was wir schon am Embryo XXXVIII 32 antrafen.

Wesentlich anders verhält sich Embryo XXXVIII 24, auch von 5 mm Länge. Bei ihm finden sich nur erst ganz kleine Lumina in den Seitentheilen, gar kein Lumen in der Zwischenplatte, welche aber durch einen soliden Isthmus mit dem Vorderende des Darmes verbunden ist. Die Chorda reicht wiederum nicht bis an die Zwischenplatte heran, der Sinus cephalicus ist aber in der Mittelebene durch Zwischenwände in mehrere Abschnitte getheilt — wir werden über diese und ähnliche Befunde an anderer Stelle ausführlich handeln — und innerhalb dieser Zwischenwände bestehen zellige Verbindungsstränge der Entodermwandung mit der Chorda.

Embryo XXXVIII 31, von 5 mm Länge, zeigt die 4 Hohlräume und den Isthmus zwischen Zwischenplatte und Vorderdarm. Auch bei diesem Embryo erreicht das vordere Chordaende nicht die Zwischenplatte.

Embryo XXXVIII 32 lässt dagegen erkennen, dass das vordere Chordaende über den außergewöhnlich kleinen Sinus cephalicus mit einigen wenigen Zellen ausnahmsweise hinüber reicht und den äußersten Rand der Zwischenplatte erreicht, aber vor dem Sinus cephalicus erkennt man eine Zellbrücke, welche von der Darmwand zum Chordaende geht und einen deutlicheren Zusammenhang bildet, als den eben erwähnten. Die 4 typischen Hohlräume sind vorhanden, zugleich auch ein solider Isthmus zwischen der Kuppe des Vorderdarmes und der Zwischenplatte.

Bemerkenswerth ist der Befund an einem 6 mm langen, in Querschnitte zerlegten Embryo XXXIX 555 (Taf. 16 Fig. 14—16). Er lässt sehr deutlich verschiedene, in der Zwischenplatte befindliche Hohlräume erkennen, die caudalwärts mit den Höhlungen der seitlichen Abschnitte, also der eigentlichen Prämandibularhöhle in Verbindung treten. Aber auffallend ist, dass in der Mittellinie, nach der dorsalen Seite zu gelegen, also in unmittelbarer Nachbarschaft des Sinus cephalicus, eine unpaare Höhlung sich findet, welche mehrere Schnitte hindurch geht, ehe die seitlichen medianen Höhlungen auftreten. Dann verstreicht diese mittlere Höhlung auf einem Schnitt, öffnet sich aber wieder auf dem nächsten, geht wieder zwei Schnitte weiter, öffnet sich in ganz geringfügiger Weise noch einmal und zeigt dabei, dass sie gerade in der Verlängerung des Isthmus liegt, der das dorsalste Stück des Entoderms zwischen dem Ectoderm der Kopfbeuge und dem Sinus cephalicus mit der Zwischenplatte in Verbindung setzt. Diesen Isthmus bilden 7 Schnitte, auf denen keine Spur eines Lumens zu erkennen ist, erst auf dem

8. caudalwärts von der Zwischenplatte gelegenen Schnitte beginnt das eigentliche Darmlumen als eine kleine kreisförmige Lichtung, die nicht größer ist, als die mittlere, unpaare, oben von der Zwischenplatte beschriebene Höhlung, neben welcher die mehr seitlich gelegenen Hohlräume der Zwischenplatte und die beträchtlichen der eigentlichen Prämandibularhöhle sich finden.

Embryo XXXVIII 22 von 6 mm Länge, in Sagittalschnitte zerlegt, zeigt die seitlichen Theile, also diejenigen, aus welchen in späteren Stadien die Augenmuskeln hervorgehen, in zunehmender Größe. Ihre Höhlung greift nach der Mitte zu über, und man erkennt eine Verschmelzung ihrer seitlichen Hohlräume mit den medianen der Zwischenplatte. Aber es stellt sich eine interessante Variante dadurch ein, dass caudalwärts von diesen medianen Höhlungen zwei andere kleine Hohlräume aufgetreten sind, ja dass sogar innerhalb der Zellen des Isthmus, der die vorderste dorsale Spitze des Darmes dicht über dem dorsal-frontalsten Ende der jetzt durchbrechenden Mundspalte mit der Zwischenplatte verbindet, eine Längsspalte auftritt, die gerade in der Medianebene liegt, aber doch nicht eine directe Fortsetzung des Darmlumens ist, da zwischen Darmlumen und diesem Längsspalt die Zellen der Darmwand geschlossen bleiben. Auch bei diesem Embryo erreicht die Chordaspitze nicht die entodermale Zwischenplatte.

Sehr ähnlich wie bei dem vorhergehenden Embryo verhalten sich auch die Hohlräume der Zwischenplatte bei dem 7 mm messenden Embryo XXXVIII 16, in so fern in der Mitte derselben, auf Sagittalschnitten, auch drei von einander getrennte Hohlräume beobachtet werden. Die Chorda erreicht gleichfalls nicht den Anschluss an diese mittlere Brücke der Prämandibularhöhle.

Sehr ausgeprägt zeigen sich diese Hohlräume auch bei dem Embryo XXXVIII 285 von 7 mm Länge. In Horizontalschnitte zerlegt, zeigt er die medianen über und vor einander liegenden, zu gemeinsamer Querausdehnung durch die ganze Länge der Zwischenplatte gelangten Höhlungen und zugleich die mit dem dorsalsten Theil der ectodermalen Kopfbeuge verbundenen Zellbrücken, welche beiderseits schräg an die Wandungen der seitlichen Theile der Prämandibularhöhle führen — was wir schon bei dem Embryo 99 kennen lernten.

Bei 8 mm langen Embryonen sehen wir nun eine weitere Entwicklung und in gewissem Sinne Vereinfachung vor sich gehen. Diese Vereinfachung besteht darin, dass die Hohlräume der

Zwischenplatte zusammenfließen, ihre Scheidewände sich auflösen, und ein einziges Lumen von der Prämandibularhöhle der einen Seite zu der der anderen hinüber führt. Dorsal- und caudalwärts wird dieser Quercanal von dem Sinus cephalicus begrenzt, frontalwärts von der Basalplatte des Vorderhirns, aus der später das Infundibulum sich bildet, ventral bildet die Einknickungsstelle des Ectoderms der Kopfbeuge die Grenze, aus welcher Einknickungsstelle im weiteren Verlauf die Hypophyse hervorgeht — wie ich später in allen Einzelheiten darstellen werde (Taf. 16 Fig. 18).

Es bleibt aber bei einer beträchtlichen Anzahl von Embryonen im Stadium von 8 und mehr Millimeter eine directe Verbindung der Zwischenplatte mit dem Ectoderm am Scheitelwinkel der Kopfbeuge erhalten, während die Verbindung mit der vordersten dorsalen Spitze des Entoderms, der oben mehrfach erwähnte Isthmus, fast spurlos verschwindet. Dies ist sehr bezeichnend und verdient genauer dargestellt zu werden.

Ich hatte auf pag. 195 von dem Embryo 99 berichtet, dass eine zellige Verbindung zwischen den seitlichen Abschnitten der Prämandibularhöhle bestehe, gerade an der Stelle, wo sie mit der Zwischenplatte sich berühren (die aber — da ja in der That keine bestimmte Grenze dieser Bildungen besteht — eben so gut als Verbindung der seitlichen Bezirke der Zwischenplatte gelten kann); von dieser Verbindung habe ich nun specieller zu berichten.

Auf Horizontalschnitten sieht man bei Embryo XXXVIII 118 von 9 mm Länge, dass der mittlere Canal von einer Prämandibularhöhle zur anderen ein einziges ziemlich breites Lumen aufweist; die Wandungen sind vielfach mehrzellig, nur an wenigen Stellen einfaches Pflasterepithel. Die Schnitte treffen unter dem Sinus cephalicus erst die dorsale Wandung der Zwischenplatte, und nach drei 7,5 μ dicken Schnitten tritt caudalwärts von derselben die angeschnittene Kuppe der ectodermalen Kopfbeuge auf. Auf dem nächsten Schnitte, wo noch von der Kopfbeuge eine Schicht von Ectodermzellen ohne mittleren Hohlraum da liegt, begiebt sich von der Zwischenplatte jederseits eine Ausstülpung ihrer hinteren Wandung an diese Kuppe, wie Taf. 16 Fig. 17 zeigt, und verschmilzt mit derselben. Die beiden kurzen Ausstülpungen lassen schmale Hohlräume erkennen, welche von dem Lumen der Zwischenplatte zu dem Ectoderm gehen; besonders deutlich ist das auf der linken Seite zu erkennen.

Bei dem 8 mm langen, gleichfalls in Horizontalschnitte zerlegten Embryo XXXVIII 288 ist diese Verbindung mit dem Ectoderm nur auf der linken Seite erhalten, und kein Lumen ist zwischen den Zellen derselben zu erkennen.

Der kleinere, 6 mm lange Embryo XXXVIII 104 zeigt indess auf Horizontalschnitten wiederum beiderseits diese Verbindungen und links sogar wieder mit einem Lumen. Der eben so lange Embryo XXXVIII 106 zeigt nur auf der rechten Seite die Verbindung, aber mit einem sehr deutlichen Lumen, das von dem Lumen der Zwischenplatte ausgeht.

Der Embryo XXXVIII 110, 12 mm lang, hat auf beiden Seiten diese Zellstränge, aber sie erreichen nicht mehr die Kuppe des Ectoderms, sondern sitzen nur als Zapfen an der Hinterwand der Zwischenplatte.

Ein gleichfalls 12 mm langer Embryo, XXXVIII 268, ist in Querschnitte zerlegt und zeigt einen der allercharakteristischsten Befunde. Die Verbindung ist zwar nur einseitig vorhanden, zeigt aber eine Durchbildung, aus der vielleicht wichtige Folgerungen gezogen werden können (Taf. 16 Fig. 18—22).

Fängt man die Beobachtung mit dem Schnitt 5 der VII. Reihe an, so trifft man da auf den letzten Schnitt, der noch das Lumen des mittleren Canals der Zwischenplatte erkennen lässt. Schnitt 6 zeigt bereits das Lumen verstrichen, Schnitt 7 eine Unterbrechung der Wandungen zwischen den beiderseitigen Prämandibularhöhlen. Auf Schnitt 9 fängt die Kuppe des Kopfbeugeectoderms an, auf Schnitt 10 geht ein mit feinem Lumen versehener Strang von dem inneren Winkel der rechten Prämandibularhöhle gegen die Kuppe der ectodermalen Kopfbeuge. Auf Schnitt 11 liegt dieser Strang zwischen dieser Kuppe und der rechten Prämandibularhöhle als eine ovale Zellmasse mit einem feinen centralen Lumen; diese Bildung setzt sich in Schnitt 12 fort; Schnitt 13 zeigt dieselbe in der Anlegung an das Ectoderm der Kuppe, die nun auch ihrerseits einen mittleren Raum, eben das Lumen der Kopfbeuge bezw. der späteren Hypophyse, das außerhalb der Körperwandungen führt, zeigt; Schnitt 13 lässt den Zusammenhang der Zellenwandungen dieses mit Lumen versehenen Ganges der Prämandibularhöhle mit der Ectodermkuppe auf das deutlichste erkennen; Schnitt 14 zeigt denselben als eine halbrunde, mit klarem, kreisrundem Lumen versehene, der Ectodermkuppe angefügte Bildung; Schnitt 15 als einen Halbring, mit rundem Lumen an dem Ectoderm haftend; Schnitt 16 und 17

endlich zeigen das Ectoderm der Kuppe mit dem letzten Rest dieses Stranges, der von der Wandung der Prämandibularhöhle ausging und auf seinem Verlaufe fortgesetzt ein deutliches kreisrundes Lumen besaß. Bräche das Lumen dieses Ganges am Ectoderm nach außen durch, so würde man eine Verbindung des Lumens der Prämandibularhöhlen mit der Außenwelt haben, etwa, wie das Durchbrechen des Ectoderms die Kiemensäcke, d. h. den Innenraum des Darmes, mit der Außenwelt in Beziehung setzt.

Auch auf Sagittalschnitten lässt sich dieser Zusammenhang der Zwischenplatte mit dem Ectoderm der späteren Hypophyse genau feststellen. So zeigt Embryo XXXVIII 11 von 8 mm Länge auf den Schnitten, welche der Medianebene zunächst liegen, die Zwischenplatte als ein ovales Gebilde mit schmalem, etwas in die Länge gezogenem Lumen, und gerade vor dem Scheitelwinkel der Kopfbeuge gelegen; frontalwärts davon die spätere Infundibulargegend, caudalwärts die vordere Wandung des Sinus cephalicus. Einige Schnitte vor der Mittelebene nähert sich die untere Wandung des Zwischenstranges dem Ectoderm der Kopfbeuge, verschmilzt dann mit ihr und zeigt auf einem der Schnitte, welche diese Verschmelzung demonstriren, sogar den Hohlraum, den wir bei dem vorigen Embryo so deutlich erkannten. Der Zusammenhang zwischen Zwischenplatte und Ectoderm besteht gerade an der Stelle, wo die jetzt durchbrechende Mundspalte ihren dorsalsten resp. frontalsten Punkt hat — eine Localität, deren Configuration uns noch später näher beschäftigen wird. Es scheint, dass die in jüngeren Stadien hier bestehende Zellbrücke, der Isthmus, zwischen dieser dorsal-frontalsten Stelle des Darmes und der Zwischenplatte sich aufgelöst hat, zwischen der ectodermalen Wandung der Kopfbeuge und der Zwischenplatte aber länger bestehen bleibt.

Ein ebenfalls 8 mm messender Embryo, XXXVIII 28, zeigt genau dieselben Verhältnisse, aber, wie es scheint, noch einen Rest der Isthmuszellen zwischen der Spitze der eben durchbrechenden Mundspalte und der Zwischenplatte. Auch bei diesem Embryo besteht ein Lumen in dem Zellstrange, der die Zwischenplatte mit dem Ectoderm der späteren Hypophysengegend verbindet.

Bei einem 10 mm messenden Embryo, XXXVIII 59, liegt die Verbindung zwischen Ectoderm und Zwischenstrang wiederum dicht über dem höchsten Punkt der bereits vollständig offenen Mundspalte und nicht an dem innersten Winkel der Kopfbeuge.

An derselben Stelle trifft man diesen Strang bei einem wesent-

lich älteren Embryo, XXXVIII 168, von 13 mm Länge, bei dem bereits diese ectodermale Wandung der Kopfbeuge sich deutlich als Hypophyse darstellt. Auch hier weist derselbe einen kreisrunden Hohlraum auf (Taf. 16 Fig. 10).

Wesentlich mehr lateralwärts zeigt sich eine strangförmige Verbindung zwischen der Hypophyse und der Wandung der Prämandibularhöhle — denn hier darf man kaum von der Zwischenplatte sprechen, die erst weiter nach der Mittelebene zu anfängt — bei dem Embryo XXXVIII 177, von 14 mm Länge. Das Lumen dieser strangförmigen Verbindung besteht nicht mehr, aber man sieht an der Lagerung ihrer Zellen, dass es bestanden haben muss. Es heftet sich dieser Strang so weit seitlich an die schon stark comprimirte und in die Breite entwickelte Hypophysis an, dass dieselbe dicht auf die vom Sinus cephalicus aus nach vorn unter das Vorderhirn gehende Arterie (der späteren A. centralis retinae) folgt, über deren phylogenetische Bedeutung an anderer Stelle gesprochen werden wird. Dieser Verbindungsstrang ist nur auf einer Seite vorhanden — aber in der Medianebene dieses Embryos findet sich noch eine isolirte kugelförmige Cyste, mit Epithelwandung und eingeschlossenem Hohlraum, welche den Eindruck macht, entodermaler Abkunft zu sein. Derselbe Schnitt, der durch ihre Medianebene geht, geht auch durch die Medianebene des vorderen Chordaendes, der Zwischenplatte und der Hypophyse — man könnte also geneigt sein, diese Cyste als den letzten, etwas aus seiner Lage verschobenen »Isthmus«-Rest anzusehen, falls es sich um den Rest einer Verbindung mit der Chordaspitze handelt, wie dieselbe ja als typisch fast überall besteht und gleichfalls an anderer Stelle ausführlicher erörtert werden soll.

Eine einfache Zellbrücke von der Spitze der Hypophyseinklemmung (denn es ist eine Einklemmung und keine Einstülpung, welche zur Bildung des in seiner morphologischen Bedeutung so dunklen und so vielumworbenen Organs führt) zur Mitte der Zwischenplatte zeigt der 8 mm lange Embryo XXXVIII 295, während der gleichfalls 8 mm messende Embryo XXXVIII 380 sogar ein directes Aufsitzen des Zwischenstranges auf der Spitze der Hypophyseinklemmung zeigt, so dass die untere Wandung des Zwischenstranges mit den Ectodermzellen der Hypophysis sich direct verlöthet, welche Verlöthung sich über 10 Schnitte von je 5 μ Dicke erstreckt, dann gerade in der Medianebene unterbrochen wird, aber nach einigen Schnitten auf der anderen Seite in freilich geringerer

Ausdehnung wieder auftritt — also wohl einen Rest der ursprünglich doppelseitigen Verbindung der Zwischenplatte mit der Ectodermkuppe der Kopfbeuge (Taf. 16 Fig. 9) darstellt.

In späteren Stadien sehen wir die Zwischenplatte immer weiter in das Innere rücken, je weiter die Entwicklung des Vorderhirns, der Augen und aller sonstigen Elemente des Vorderkopfes sich ausbreitet. Die Hypophyse erreicht eine gesonderte Entfaltung, gleichzeitig beginnt auch die Infundibulargegend sich zu entwickeln, und wenn allmählich auch das Bindegewebe der Basis cranii sich verdichtet, so weicht die Zwischenplatte alledem aus, verliert die letzten Spuren des Lumens, und ihre Zellen verwandeln sich in »Mesenchym« resp. Bindegewebe, das strangförmig inmitten anderer Mesodermzellen da liegt und skeletogene Bedeutung erhält.

Mit der Auflösung der Zwischenplatte schwindet aber nur derjenige Theil der Prämandibularhöhle, von dem ich sagte, er interessire wesentlich wegen seiner retrospectiven Potenz; es bleibt übrig der seitliche Theil, den man auch die eigentliche Prämandibularhöhle nennen kann, und der durch seine prospective Potenz Bedeutung gewinnt, in so fern aus ihm die sämmtlichen Augenmuskeln, mit Ausnahme des Rectus externus und des Obliquus superior hervorgehen. Mit ihr haben wir uns jetzt zu beschäftigen.

Auf pag. 193 habe ich bereits mitgetheilt, dass bei Embryonen von 4 mm Länge die seitlichen Abschnitte der Prämandibularhöhle anfangen, eine Höhlung zu erhalten. Anfänglich nur ein kleiner Spalt, rundet sich derselbe ab und wird dann auf dem Sagittalschnitt etwas in die Länge gezogen, die Spitze rostralwärts gerichtet. Die Wandungen sind zunächst mehrzellig, die Lagerung der Zellen ohne eine wahrnehmbare besondere Anordnung. Allmählich vergrößert sich der Hohlraum, und seine Wandungen erlangen einen mehr epithelartigen Charakter. Die Spitze des ganzen Gebildes schiebt sich mehr nach der Augenblase zu; die dorsale oder besser gesagt neurale Wandung nimmt eine bogenförmige Krümmung an, während die der vorderen Ectodermwandung der Kopfbeuge anliegende, orale, ziemlich gerade und dieser parallel gerichtet bleibt. Nach der Spitze zu sind die Wandungen mehrzellig, nach der Medianebene zu vermehren sich die Zellen auch der neuralen Wandung und ebenso die der oralen, bis alle zusammen in die Zwischenplatte übergehen, die freilich nirgends durch irgend eine bestimmte Grenze von den seitlichen Abschnitten der gesammten prämandibularen Kopfhöhle geschieden ist.

Bei dem weiteren Wachsthum macht sich eine Knickung der neuralen Wandung geltend, wodurch ihr hinterer Theil sich als caudale Wandung von der vorderen, der frontalen, absondert. Ich werde von nun an diese Bezeichnungen festhalten, unter sorgfältiger Vermeidung der Ausdrücke dorsal und ventral, welche irreführend wirken könnten, da es sich darum handelt, erst festzustellen, welche Theile der Prämandibularhöhle wirklich dorsal, also etwa urwirbelartig, welche ventral, d. h. Seitenplatten entsprechend, seien — was, wie wir bald erkennen werden, sehr schwer, fast unmöglich ist.

Die caudale Wandung stößt unmittelbar an das frontale Stück der Mandibularhöhle an, so dass beide bei Embryonen von 8 mm Länge auf Sagittalschnitten beinahe als eine nur durch eine doppelte Reihe von Zellen von einander geschiedene gemeinsame Bildung erscheinen.

Bis zu dem Stadium von 8 mm Länge erscheint die Prämandibularhöhle — ich spreche hier nur von den seitlichen Theilen, nicht von der Zwischenplatte — als ein mehr oder weniger aufgeblasener Ballon von unregelmäßiger Form, dessen Wandungen aber keine Falten, Vertiefungen oder sonstige differenzirende Gestaltung aufweisen (Taf. 4 Fig. 24 u. 26).

Bei Embryonen von 9 mm Länge fängt eine Gliederung dieser Ballongestalt an, welche von Bedeutung ist. Aber erst auf Sagittalschnitten von 10 mm langen Embryonen lässt sich genauer erkennen, welcher Art diese Gliederung ist. Um mir viele Worte zu sparen, verweise ich auf die Abbildung Taf. 13 Fig. 8, welche drei Abschnitte der sagittal geschnittenen äußeren Hälfte der Prämandibularhöhle aufweist: einen vorderen, dessen Längsachse von oben nach unten geht, der mit dem Buchstaben α bezeichnet ist, einen hinteren oberen, der β genannt, und einen unteren, der den Buchstaben γ trägt. Die beiden letzteren Abschnitte gehen aus der Gliederung des caudalen Abschnittes, also desjenigen hervor, der, wie wir soeben sahen, der frontalsten Partie der Mandibularhöhle unmittelbar anliegt. Während an dem oberen dieser beiden caudalen Abschnitte keine besonderen Merkmale hervortreten, zeigt der untere eine sehr bedeutende Verdickung seiner Wandungen, die sich schon dadurch geltend macht, dass es zweier Schnitte bedarf, um von der äußeren Peripherie der Wandung zu ihrem inneren Hohlraum zu gelangen. Wenn man aber auch zu diesem Hohlraum gelangt ist, so bleibt doch seine Wandung, welche also den caudal-oralen Winkel der Gesammthöhle bildet, von doppelt so dickem Durchmesser, wie

die übrigen Theile der Wandungen der Prämandibularhöhle. Dieser verdickte Theil der Wandung lässt, um es gleich hier zu sagen, aus sich den M. obliquus inferior hervorgehen; sein Nachbar, der obere Theil des caudalen Abschnittes schließt sich ihm dabei an; die als α bezeichnete vordere Abtheilung lässt aus ihrer oberen äußeren Partie den M. rectus superior, aus ihrer oberen inneren den M. rectus internus, aus ihrer unteren den M. rectus inferior entstehen.

Wir wollen uns nun mit der weiteren Ausgestaltung dieser vier Muskeln beschäftigen und mit dem Obliquus inferior anfangen, da er durch seine Lage und auch aus andern Gründen eine besondere Bedeutung besitzt.

Auf Sagittalschnitten trifft man, wenn sie wirklich genau gerichtet sind, immer zuerst auf die blinde Kuppe der Obliquus inferior-Anlage. Dieselbe liegt hinter der Augenblase unter dem Ganglion ciliare und vor der mittleren Partie der Mandibularhöhle, aus der der vordere Theil des M. rectus externus hervorgeht (Taf. 13 Fig. 10). Von unten her schiebt sich das Ectoderm der jetzt sehr eng gewordenen Kopfbeuge heran. Der Hohlraum des Obliquus inferior-Sackes liegt fast horizontal, die Sagittalschnitte treffen ihn also fast in der Querebene und lassen dabei die Dicke seiner Wandungen sehr klar hervortreten. Es ist diese Dicke der Wandungen, welche dieser Muskelanlage ihren eigenthümlichen und sie gegen die übrigen Theile der Prämandibularhöhle differenzirenden Charakter verleihen. Aber noch ein anderer Umstand muss schon jetzt hervorgehoben werden, der dieser Anlage eine hervorragende Bedeutung verleiht: von dem G. ciliare geht ein Auswuchs gegen die Kopfbeuge zu gerade auf den Schlauch des Obliquus inferior gerichtet und scheint sich reitend auf demselben etwas auszubreiten, denselben nach vorn und nach hinten etwas umfassend. Wir werden später, bei der Darstellung der uranfänglichen Entwicklung der Ganglienleiste und der übrigen Theile des peripherischen Nervensystems des Vorderkopfes, auf diesen Abschnitt des G. ciliare zurückkommen. An diesen Theil des G. ciliare schließt sich auf seiner inneren, also medialen Seite das peripherische Ende des Oculomotorius an, verbindet sich damit, spaltet sich und geht mit ihm weitere Differenzirungen ein, die wir gleichfalls später eingehend darstellen werden. Der vordere Ast des so gespaltenen Nerven geht zwischen dem Obliquus inferior-Sack und dem Abschnitt α der Prämandibularhöhle abwärts hinter die Augenblase;

wir werden ihn später an den Wandungen des hier sich bildenden M. rectus inferior wiederfinden. Der hintere Ast mit dem Haupttheile der aus dem G. ciliare stammenden Zellen bleibt an der Hinterseite des Obliquus inferior-Sackes liegen und wächst mit ihm in die Länge, wie wir gleich sehen werden. Das G. ciliare selbst liegt zunächst außen von und oberhalb der Prämandibularhöhle und erstreckt sich mit dem von ihm ausgehenden resp. in Verbindung stehenden Zellstrange des späteren N. ophthalmicus profundus über der Augenblase frontalwärts, dem seitlichen Ectoderm dicht angelagert und von dessen Placodenabschnitten vielleicht noch Elemente empfangend. Erst wenn die Sagittalschnitte die innerste Zellschicht des G. ciliare treffen, wird von ihnen auch die äußere laterale Wandung des vorderen Theiles α der Prämandibularhöhle erfasst — welche somit noch gar nichts mit dem G. ciliare, dem Ophthalmicus profundus oder auch der Augenblase zu thun hat. Die späteren, sich gegenseitig bedingenden Ausgestaltungen dieser drei Organanlagen treten erst in die Erscheinung bei noch weiterer Durchführung der Kopfbeuge resp. hier der Gehirnbeuge und der Ausdehnung der Augenblase, welche sich nach allen Richtungen geltend macht. Wenn die Sagittalschnitte bei diesem 11 mm langen Embryo den letzten inneren Theil der Augenblase getroffen haben (Taf. 13 Fig. 10), treffen sie auch die ganze Prämandibularhöhle in ihrer größten Ausdehnung — aber nichts lässt auf diesem Stadium erkennen, dass später enge Beziehungen zwischen beiden Gebilden Platz greifen werden. Auf dem abgebildeten Schnitte erkennt man die ursprünglichen beiden Abschnitte der caudalen Hälfte β und γ und die frontale α, auf der neuralen Grenze beider sieht man ein Stück des Oculomotorius, auf der ectodermalen dagegen eine Einbuchtung der verdickten Wandung, welche die Grenze zwischen Obliquus inferior und Rectus inferior andeutet. Von diesem Schnitt medialwärts nimmt die Prämandibularhöhle mehr und mehr eine dreieckige Gestalt mit gerundeten oberen Seiten an; die größere Dicke der die Anlage des Obliquus inferior bildenden Partie nimmt ab, und das ganze Gebilde geht allmählich in den fast oblongen Sack der Zwischenplatte über.

Dass es aber auch Varianten in der Gestaltung der Prämandibularhöhle bei *T. ocellata* giebt, möge die Abbildung derselben auf Taf. 13 Fig. 11 erweisen, die durch die beigefügte Buchstabenbezeichnung sich selbst erläutert. Ob diese Variante aber noch eine weitere Bedeutung für das Verständnis der Gesammtgestaltung der

Prämandibularhöhle bei anderen Selachiern besitzt und besonders an die bei *Acanthias* und *Galeus* und anderen Squaliden vorhandene Anterior head cavity erinnert, möge hier nur angedeutet werden.

Bei Embryonen von 11—12 mm Länge macht sich an dem Obliquus inferior-Schlauch eine weitere Veränderung bemerklich. Die Wandungen dieses Schlauches bestehen anfänglich aus cylindrischen, neben einander liegenden Zellen, welche, ähnlich wie ein Ectodermepithel, das sich einstülpt, durch die Vermehrung der Zellen und ihren gegenseitig ausgeübten Druck mehrreihig werden, die Mitosen aber, durch welche er wächst, auf seiner concaven, dem Lumen zu gerichteten Seite haben. Die Zellenzunahme bewirkt zunächst, dass die cylindrischen Wandungszellen sich immer mehr durch einander drängen und dabei schmäler und länger werden. Schließlich aber lagert sich an der Außenseite, besonders an der der Kopfbeuge zugewendeten Seite des Schlauches, eine beträchtliche Zahl von Zellen ab, welche nicht mehr wie die eines Epithels erscheinen, sondern in loser Masse den epithelartig angeordneten Zellen angefügt sind (Taf. 13 Fig. 9). Ob diese Zellen sich von außen dem Obliquus inferior-Schlauch auflagern oder von ihm selbst gebildet werden, ist schwer zu entscheiden; ich behalte mir nähere Angaben vor, sobald ich die Mesectodermbildung des Vorderkopfes näher darstellen werde. Diese Zellvermehrung und Auflagerung auf der äußeren Circumferenz der Wandung geht Hand in Hand mit der Verlängerung des ganzen Schlauches, der sich allmählich nach unten zu krümmt, mit seinem abgerundeten Ende unter die an Umfang stark zunehmende Augenblase geräth und dort im Mesoderm resp. Mesectoderm liegen bleibt. Das Lumen des Schlauches verstreicht in späteren Stadien, aber noch bei Embryonen von 16—17 mm Länge sieht man es in den gleichfalls noch vorhandenen Hohlraum des vorderen Abschnittes *a* der gesammten Prämandibularhöhle einmünden, mit der der Obliquus inferior-Schlauch noch deutlich zusammenhängt. Erst bei Embryonen von 18 und mehr Millimeter Länge verstreicht das Lumen, und zugleich löst sich der Zusammenhang des ganzen Obliquus inferior-Schlauches von den Wandungen des übrigen Theiles der Prämandibularhöhle ab, indem die verbindenden Zellen mit dem umliegenden Mesoderm resp. Mesectodermgewebe sich zu einer gemeinsamen bindegewebigen Umhüllung der Augenblase vereinigen, aus welcher später die Sclera hervorgeht. Die einzelnen Schnitte dieses Processes gehen uns hier aber nichts an, wie wir denn auch zunächst darauf verzichten, die Umwandlung der den Obliquus in-

ferior-Schlauch bildenden Zellen zu Muskelfasern zu verfolgen, die erst berücksichtigt werden kann, wenn vorher oder wenigstens gleichzeitig die merkwürdigen Innervationsverhältnisse dargestellt worden sind. Und dazu bedarf es ausführlicher Beschreibung der Entwicklungsphasen des gesammten Nervensystems des Vorderkopfes, die in besonderen Abschnitten dieser »Studien« vorgenommen werden soll.

Ich wende mich nun zur weiteren Entwicklung des Abschnittes *a* der Prämandibularhöhle und kann mich auch dabei ziemlich kurz fassen, da es eben nicht meine Absicht ist, hier eine Monographie der Augenmuskelentwicklung zu geben, sondern nur die Basis zu gewinnen für die Aufdeckung der topographischen Revolutionen, welche die phylogenetischen Processe am Vorderkopf verursacht haben — von deren wirklichem Umfange freilich die bisherige Wirbelthiermorphologie offenbar keine auch nur annähernd ausreichende Vorstellung besessen hat.

Das hauptsächlich gestaltende Element bei der Umformung der vorderen Abtheilung *a* der Prämandibularhöhle ist die Augenblase in ihrer Größenentwicklung und damit zusammenhängenden Lagenveränderung. Es ist nicht möglich, davon hier eine tiefer eindringende, die Urgeschichte der Augenblase selbst berührende Darstellung zu geben: eine solche kann erst versucht werden, wenn das Fundamentalproblem der Mundbildung, wenigstens im Princip, gelöst sein wird. Aber dass die Größenentwicklung und die dadurch z. Th. mit bedingte Verlagerung der Augenblase nach außen und nach hinten einen wesentlichen Antheil an der merkwürdigen Gestaltung der Prämandibularhöhle haben, kann man direct unter dem Mikroskop erkennen: die nach außen und vorn gerichtete Wandung der Höhle *a* fängt erst an, sich concav einzustülpen, wenn die Ausdehnung der Augenblase so zugenommen hat, dass beide Gebilde sich beinahe berühren, und nur die von Anfang an zwischen beiden bestehende, aber allmählich dichter werdende Mesoderm- resp. Mesectodermschicht die directe Berührung hindert. Eine Folge des gleichzeitigen Größenwachsthums beider Gebilde, der Augenblase sowohl, wie der Abtheilung *a* der Prämandibularhöhle, ist daran Schuld, dass die Elemente des vordersten Theils der Ganglienleiste, welche vom späteren G. Gasseri und dem davor gelegenen G. ciliare noch weiter nach vorn ziehen, von den beiden, sich entgegenwachsenden Blasen eingeklemmt werden, so dass dieser vorderste Theil der Ganglienleiste, der anfänglich über beiden gelegen ist, zwischen sie geräth und als Ramus N. ophthalmici profundus bei

der weiteren geweblichen Ausbildung durch das Innere des Bulbus hindurch und in Beziehungen zur Ethmoidalgegend etc. tritt. Ich erwähne diese Verhältnisse hier nur ganz cursorisch, da dieselben ihrer phylogenetischen Bedeutung und Tragweite halber auf das Eingehendste später behandelt werden sollen. An dieser Stelle legen sie aber Zeugnis davon ab, welche Bedeutung die räumliche Ausdehnung der Augenblase besitzt und wie sie umgestaltend auf ihre ganze Umgebung gewirkt hat.

Je größer der Umfang der Augenblase wird, und je mehr sie sich durch das Auftreten und die Ausgestaltung der Linse in ihrer Lage verändert, um so mehr bewirkt sie, dass die vordere Abtheilung α der Prämandibularhöhle sich einstülpt und ihr Lumen immer mehr verliert, bis dasselbe schließlich völlig verschwindet, und die beiden Wandungen wie eine Calotte außen der mesodermalen Umgebung der Augenblase sich anfügen.

Nun hört freilich bei dieser Raumbeengung durch die sich vergrößernde Augenblase das Wachsthum der Wandungen der Prämandibularhöhle keineswegs auf — wie wir schon an der Entwicklung der Abtheilung β und γ sahen, welche die Anlage des M. obliquus inferior bildet und als Schlauch sich um die spätere ventrale Circumferenz der Augenblase herumlegt. Ähnlich wächst nun auch die Abtheilung α, aber mit ungleicher Geschwindigkeit an verschiedenen Stellen um die Augenblase herum, so dass sie nur auf der Innenseite völlig davon überzogen erscheint — wodurch eben auch die Ganglienleiste resp. der N. ophthalmicus profundus in die spätere Orbita einbezogen wird — während oben, unten und an den Seiten nur Ausläufer in Gestalt sich verschmälernder Schläuche bis an oder über den größten Durchmesser des Auges hinausreichen. Einer dieser Schläuche bildet den obersten Rand der Abtheilung α und setzt sich aus dem inneren convexen, sowie dem äußeren concaven Blatt der eingestülpten Prämandibularhöhle zusammen; aus ihm geht der Rectus superior hervor; ein anderer entsteht aus dem frontaler gerichteten vorderen Rande, wo beide Blätter der Höhle in einander übergehen und somit auch an der Bildung des aus ihnen hervorgehenden M. rectus internus sich betheiligen; der untere Rand der Calotte sondert sich in gleicher Weise zu dem M. rectus inferior und beginnt neben dem Obliquus inferior seinen Faseranfang. All diese Muskeln zeigen in den Anfangsstadien ihrer nunmehr vom Ganzen der Prämandibularhöhle getrennten Entwicklung noch ein inneres Lumen, welches aber eben nur eine Ab-

trennung und Sonderung von dem Gesammtlumen der Prämandibularhöhle ist und eben so, wie das Lumen des Rectus externus, des Obliquus superior und Obliquus inferior allmählich verstreicht und soliden Muskelbändern Platz macht.

Die übrigen Theile der Wandungen der Prämandibularhöhle, welche ursprünglich jene drei Muskeln mit einander verbinden, erleiden eine Umbildung zu Bindegewebe, d. h. zu Sehnen, Fascien und vielleicht auch Knorpel — wie weit aber Mesectodermelemente sich an der Bildung, besonders des Knorpels, betheiligen, bedarf noch eingehenderer Untersuchungen, die ich heute nicht vorzulegen im Stande bin.

Ich beschränke mich auf diese Angaben von der Entwicklung der Prämandibularhöhle bei *Torpedo ocellata;* erneuert auf dieselbe einzugehen, wird bei Darstellung der Nerven- und Mesectodermentwicklung des Vorderkopfes Gelegenheit sein.

k. *Torpedo marmorata.*

Den Auseinandersetzungen über die Verhältnisse des Kopfmesoderms bei *T. ocellata* ließe sich natürlich auch für *T. marmorata* Mancherlei hinzufügen, das die Gleichartigkeit, aber auch die Unterschiede ins Licht setzt, die selbst bei so nahe verwandten Formen zu erkennen sind — aber es würde nur lohnen, es zu thun, falls damit eine weitere Erörterung über die Entstehungs- und Bildungsgeschichte des ganzen Mesoderms verbunden werden könnte — und das fiele nicht nur allzu sehr aus dem Rahmen der in diesen Studien zu erörternden Probleme heraus, es würde auch nach den eingehendsten Darstellungen, die wir in den letzten Jahrzehnten erhalten haben, nur bei Beibringung wesentlich neuer Daten zu rechtfertigen sein. Ich verzichte desshalb auch auf meinen ursprünglichen Vorsatz, die von Rückert gebotene Darstellung über die mit einem »Substanzdefect« an der ventralen Fläche des Entoblasts verbundene Proliferation des Mesoderms (Anat. Anz. 2. Jahrg. pag. 100) näher zu besprechen, obschon dieselbe sehr der Erörterung werth wäre, zumal da ich Präparate besitze, die auf dieses, auch Rückert befremdlich erscheinende Verhältnis mancherlei Licht werfen und mit den bei *T. ocellata* auf pag. 179 gegebenen Darstellungen in Zusammenhang gebracht werden könnten. Vielleicht findet sich ein anderes Mal dazu bessere Gelegenheit.

Der vorzüglichen Darstellung, die Rückert a. a. O. von den

brigen Verhältnissen der Mesodermentstehung bei *Torpedo* — es ird nicht gesagt, ob *T. ocellata* oder *marmorata* — giebt, habe ich ichts weiter hinzuzusetzen; nur möchte ich die Auffassung nicht hne Weiteres anerkennen, welche auf pag. 107 sich findet, als stelle ie Chorda- und Mesoblastbildung im Vorderkopf eine »Abkürzung der Vereinfachung« der im Rumpf vor sich gehenden Processe dar.)ass es sich um eine unvollkommenere Ausbildung handelt, geht chon aus dem Schlussresultat hervor: weder deutliche Urwirbel och eine dauernde vordere Chordaspitze werden im Vorderkopfe ergestellt, und der Keim des Zugrundegehens wirkt schon bei der rsten Anlage umgestaltend ein. Nach RÜCKERT entsteht die sehr pärliche Chordaanlage dadurch, dass nur die oberflächlichste Schicht es medianen Entoblastabschnittes sich zu einem soliden Strang zu- ammenlegt, während dessen ventrale Lage an dem Vorgang keinen ntheil nimmt, sondern nach wie vor die dorsale Lage des Darm- ohrs bildet. Es wird schwer zu entscheiden sein, ob dies wirklich er Fall ist, oder ob im vordersten Bereich des Kopfes nicht auch, ie im Rumpfe, ein seitliches Zusammenwachsen des Darmento- lastes stattfindet, welches die Chordaanlage unterwächst, ohne dass an es der räumlichen Lage halber deutlich gewahr wird. Für die hylogenetische Auffassung des ganzen Processes würde es nicht leichgültig sein, ob er so oder anders zu Stande kommt — zumal a die Frage nach der Urgeschichte der Chorda selbst davon wesent- ich beeinflusst werden würde. Da aber an dieser Stelle nicht die ufgabe gestellt ist, diese Frage zu erörtern, so übergehe ich die Discussion derselben und beschränke mich darauf, zu betonen, dass uch die Embryonen von *Torpedo marmorata* ebenso wie alle nderen Selachier-Embryonen Anhaltspunkte dafür liefern, dass in len Zellmaterialien der Prämandibularmasse die Homologa der Ur- virbel enthalten sind, aus denen sich die sog. Zwischenplatte auf- aut, deren weitere Entwicklung mit einigen Worten hier noch dar- estellt werden soll.

Zufolge der größeren Seltenheit des Materials habe ich Be- bachtungen nur an 27 Embryonen in den Stadien von 6—11 mm Länge vornehmen und dabei constatiren können, dass sich im All- emeinen weniger Complicationen der Structur bei der Zwischen- latte zeigen, als bei *T. ocellata*. Diese Complicationen bestanden ast ausschließlich bei den jüngeren Embryonen von 6—9 mm Länge, während bei 15 Embryonen von 10—11,5 mm Länge weder Bezie- hungen der Zwischenplatte zu dem Ectoderm der Kopfbeuge bezw.

der Hypophysengegend bestanden, noch auch der schlauchförmige Hohlraum, den seine einfachen Wandungen umschließen, durch Zwischenwände in kleinere Abtheilungen zerfällt war — was doch bei *T. ocellata* fast als Regel erschien. Man geht desshalb wohl nicht fehl, wenn man annimmt, dass diese Zwischenwandungen und die Beziehungen der Zwischenplatte zum Ectoderm der Hypophysengegend bei Embryonen von 10 mm Länge bereits eine Rückentwicklung durchmachen, eine Annahme, die auch dadurch bestätigt wird, dass sich auf den Horizontalschnitten des 10 mm langen Embryos XXXIII 286 eine Ausstülpung der Zwischenplatte nach der Ectodermwandung der Hypophysisgegend auf der linken Seite vorfindet — dieselbe erreicht aber nicht mehr das Ectoderm, endet vielmehr blind als eine kleine sackförmige Tasche.

Bei den jüngeren Embryonen aber finden sich folgende Zustände. XXXIII 234, 9 mm lang, sagittal geschnitten, zeigt einen Rest von Entodermzellen unterhalb der tiefsten Einbuchtung des Ectoderms etwas oberhalb der Mundöffnung. Dieser Rest liegt dem Ectoderm dicht an, ist aber von der Zwischenplatte geschieden. Die Auflösung der Verbindung ist also zuerst an der Zwischenplatte, nicht am Ectoderm erfolgt.

Bei einem anderen, gleichfalls 9 mm langen Embryo (XXXIII 237) findet sich keine Ausstülpung der Zwischenplatte nach der Hypophysengegend, wohl aber steht — was nicht immer der Fall ist — die Chordaspitze mit der Zwischenplatte in Verbindung, und letztere zeigt auf der linken Seite ihren Hohlraum durch Zwischenwände in mehrere Unterabtheilungen geschieden.

Bei einem dritten, 9 mm langen Embryo, XXXIII 249, ist noch eine Verbindung mit der Hypophysengegend erhalten; die Chorda steht nicht mit der Zwischenplatte in Verbindung, von letzterer aber geht ein Auswuchs nach der der Hypophysisgegend entgegengesetzt gelegenen Seite, also der inneren Hirnbeuge zu; was dieser Auswuchs zu bedeuten hat, und ob er irgend etwas zu bedeuten hat, lasse ich dahingestellt.

Embryo 252, in Horizontalschnitte zerlegt, zeigt auf der einen Seite eine Verbindung zwischen Hypophysengegend und Zwischenplatte.

Embryo 256 von 8 mm Länge zeigt nach beiden Seiten Verbindungen mit der Hypophysisgegend und daneben auf der linken Seite noch weitere Faltungen der Zwischenplattenwandung, so dass der von ihr umschlossene Hohlraum auf mehreren Schnitten in drei klei-

nere Räume gespalten erscheint — durchaus ähnlich den bei *T. ocellata* beobachteten Befunden, nur dadurch von ihnen unterschieden, dass sie sich nur auf einer Seite vorfinden.

Noch deutlicher zeigt Embryo 260, von 8 mm Länge, in Sagittalschnitte zerlegt, diese Verhältnisse. Auf 11 Schnitten von 7,5 mm Dicke steht die Zwischenplatte mit der Hypophysisgegend in allerdeutlichstem Zusammenhange, und diese breite Zellbrücke zeigt auf mehreren Schnitten sogar noch ein deutliches Lumen. Eine Verbindung von Chorda und Zwischenplatte besteht nicht.

Embryo 259 und Embryo 262, ersterer von 8 mm, letzterer von 7 mm Länge, zeigen jeder einen einseitigen, schwachen Zusammenhang der Zwischenplatte mit dem Ectoderm.

Embryo 264 von 7 mm Länge dagegen zeigt auf beiden Seiten, sehr seitlich gelegen, diesen Zusammenhang.

Wiederum sehr klar sind diese Verhältnisse bei dem 7 mm langen Embryo 268, wo der Zusammenhang auf beiden Seiten erhalten geblieben ist. Aber auch zwischen ihnen besteht noch eine Wucherung der unteren Wandung der Zwischenplatte, durch welche dieselbe mit der Chordaspitze in Zusammenhang steht.

Alle diese Fälle werden jedenfalls hinreichen, um zu erweisen, dass die Zellstränge, welche auch bei *T. marmorata* die Zwischenplatte mit dem Ectoderm der Hypophysisgegend in Zusammenhang setzen, keine zufälligen Bildungen sind; und wenn sie fast durchgehends bei weiter entwickelten Embryonen verschwinden, so muss man nicht nach ihrer prospectiven Potenz fragen, sondern die retrospective ins Auge fassen und eine entsprechende Erklärung ihrer morphologisch-phylogenetischen Bedeutung suchen.

Die Entwicklung der seitlichen Theile, der sog. Flügel der Prämandibularhöhle, findet bei *T. marmorata* genau so statt, wie bei *T. ocellata;* nur wäre hervorzuheben, dass bei der Gliederung der großen Blase in Stadien von 12—15 mm Länge diejenige Abtheilung, welche bei *T. ocellata* auf pag. 204 mit dem Buchstaben γ bezeichnet ward, noch wesentlich weiter lateralwärts vorspringt, so dass Sagittalschnitte zunächst zwar die Vorwölbung der basal-oralen Anlage des späteren Obliquus inferior treffen, welche als kuglige Masse am weitesten lateral vorragt, dann aber die äußere, fast keilartig vorspringende Wandung der Abtheilung γ treffen und auf mehreren, medialwärts gerichteten Schnitten als scheinbar von jener getrennte Blase erkennen lassen, bis schließlich auch der Theil der Wandung erscheint, welcher α und γ mit einander als Theile der

Prämandibularhöhle verbunden zeigt. Diese stärkere laterale Vorragung der Abtheilung γ ist desshalb aber von einem gewissen Interesse, weil sie möglicher Weise auf die Einbeziehung in den Gesammtbereich derjenigen Zellbestandtheile der Prämandibularhöhle hinweist, welche der Platt'schen »Anterior head cavity« entspricht. Auch bei *Torpedo marmorata* findet sich keine Andeutung einer gesonderten vordersten Kopfhöhle neben, über oder vor der Prämandibularhöhle, wohl aber springt die Abtheilung γ beträchtlich weiter vor, als bei den Squaliden: es scheint desshalb nicht unerlaubt, zu vermuthen, dass sie das Material der Platt'schen Kopfhöhle in sich aufgesogen hat.

1. *Raja batis.*

Leider besitze ich keine Embryonen dieses Selachiers, welche weniger als 2 mm Länge messen — es ist mir desshalb unmöglich, die ersten Stadien der Prämandibularhöhlenbildung zu beschreiben.

Embryonen von 2 mm Länge, in Sagittalschnitte getheilt, zeigen bei *Raja* ähnlich wie bei *Torpedo* ein abgestumpftes vorderes Körperende, das aber zum Unterschied von *Torpedo* nicht gerundet erscheint, vielmehr schräg abgeschnitten mit einer etwas vorragenden Spitze an der Stelle endet, wo das Ectoderm in den Medullarwulst umbiegt (Taf. 6 Fig. 11 u. 12). Das Entoderm stößt dicht an das abgestumpfte Ectoderm an, seine dorsale Wandung ist aber beträchtlich verdickt durch die Zellmasse, aus welcher die Materialien der Prämandibularhöhlen mit allem Zubehör hervorgehen.

War schon bei *Torpedo*, gegenüber den Squaliden, ein deutlicher Reductionsprocess in der Verkürzung des vorderen, präoralen Darmendes zu erkennen — das besonders bei *Acanthias* sich sehr ausgeprägt darstellte — war weiterhin bei *T. ocellata* noch die Chiarugi'sche Blase bei einem Procentsatz von Embryonen erhalten, während es nicht gelang, dieselbe bei *T. marmorata* nachzuweisen, so ist die Reduction dieser vordersten Entodermpartie bei *Raja* noch beträchtlicher, und — soweit meine bisherigen, nicht unbeträchtlichen Materialien, für die ich Herrn Dr. Beard in Edinburgh verpflichtet bin, ein Urtheil erlauben — es kommt zu keiner Andeutung einer Chiarugi'schen Blase oder eines ähnlichen weiter vorgeschobenen Entodermrestes unter dem Vorderhirn.

Um so beträchtlicher freilich ist die Zellmasse, aus welcher sich allmählich die Prämandibularhöhle entwickelt und diese selbst nimmt

Dimensionen an, welche die aller übrigen mir bekannten Selachier-Embryonen weit überragt, wie wir weiter unten sehen werden. Von diesem Umfange der Prämandibularzellmasse legen auch die Bilder Zeugnis ab, welche man von Horizontalschnitten gewinnt, bei denen die Kopflappen noch nicht angefangen haben sich aufzurichten. Man sieht an diesen Horizontalschnitten, dass auch bei *Raja* die proximalen Partien des Mesoderms, welche am Rumpf resp. am späteren occipitalen Kopftheil zu den eigentlichen Urwirbeln sich gestalten, auch an der später zur Mandibularregion gehörenden Mesodermentfaltung vorhanden und neben der nicht mehr zur vollen Ausbildung gelangenden Chordazellsäule gelegen sind. Wer diese Bezirke unbefangen mit den Occipital- und Rumpfanlagen vergleicht, wird schwerlich auf den Gedanken kommen, dass hier plötzlich so sehr vergrößerte Urwirbel vorliegen, dass es sich vielmehr um eine Zusammendrängung und Verschmelzung gar nicht mehr im Einzelnen gesonderter Metameren handle. Zu derselben Vorstellung einer bis in die erste Anlage übergreifenden Reduction gelangt man auch, wenn man die vordere Anlage des Chordaentoblastes ins Auge fasst, welcher sich zwischen den Zellmassen der Mandibularhöhle als eine an Breite zunehmende, aber den Charakter von Embryonalzellen festhaltende, sich nicht weiter differenzirende Masse darstellt und unmerklich in die Prämandibularzellmasse übergeht, sich in derselben verlierend; ihm haften die proximalen Partien der Mandibularzellmassen seitlich an.

Wenn in den nächsten Stadien eine größere Zahl von Rumpf- und Occipitalurwirbeln sich angelegt hat, so kann man leicht berechnen, wie viel solcher ähnlich großer Urwirbel auf die noch nicht oder nur undeutlich segmentirte Strecke des Kopfes kommen würden, selbst wenn als Einheit die durch Verschmelzung wahrscheinlich vergrößerten Occipitalurwirbel einer solchen Berechnung zu Grunde gelegt und nicht in Erwägung gezogen würde, dass am Vorderkopf eine Zusammendrängung derselben schon aus anderen Gründen angenommen werden müßte (vgl. die Verhältnisse bei *Raja radiata* Taf. 7 Fig. 5—9).

Sobald sich dann das Medullarrohr zu schließen beginnt, und die Kopfplatten sich aufzurichten beginnen, fängt auch die Überwachsung des vorderen Körperendes d. h. des Vorderendes des Darmes mit der darauf lagernden Prämandibularzellmasse durch das Medullarrohr an, so dass eine Einbuchtung in der Ectodermwandung entsteht, der eine Vorwucherung derselben nach innen zwischen vor-

derem Darmende und Grundplatte des Vorderhirns entspricht. Dieser Einbiegung, aus der sich die Hypophyse entwickelt, werden wir immer wieder begegnen — über sie hinaus erstreckt sich die Prämandibularzellmasse nicht.

Der Embryo IV 192, von 3 mm Länge, zeigt dann, wie die weiteren Verschiebungen durch die gesteigerte Entwicklung des Gehirns und die allmählich eintretende Hirnbeuge vor sich gehen. Zum Unterschiede von *Torpedo* sieht man bei *Raja* die Chorda bis in die Prämandibularzellmasse ununterbrochen sich fortsetzen; da aber noch kein Sinus cephalicus aufgetreten ist, so liegen Darm, Chorda und Medullarwand noch in gleicher Krümmung über und neben einander. Bei diesem, wie bei fast allen andern Embryonen von *Raja* ist es nicht möglich, in der Prämandibularzellmasse irgend welche Gliederung wahrzunehmen: Differenzirungen der Chordaanlage, der eigentlichen, späteren Prämandibularhöhlenwandungen, einer etwaigen Platt'schen Kopfhöhle oder eines nach vorn sich ausdehnenden Präoraldarmes sind innerhalb dieser massiven Prämandibularzellmasse nicht zu unterscheiden: sie erscheint durchaus homogen, zugleich aber scheint sie eine bis zur Verschmelzung gehende Verbindung mit dem darunter liegenden Ectoderm einzugehen, ähnlich wie es zwischen Entoderm und Ectoderm in der später durchbrechenden Mundgegend geschieht. Prüft man einen der mehr seitlich gelegenen Schnitte dieses Embryos, so sieht man sogleich, dass die vorderen Zellmassen der späteren Mandibularhöhle mit der Prämandibularzellmasse sich nicht nur unmittelbar berühren, sondern auf einem beträchtlichen Theile sogar über einander liegen, wodurch wiederum wahrscheinlich gemacht wird — was auch Querschnitte dieses Stadiums bezeugen — dass die Prämandibularzellmasse die proximalen Mesodermabschnitte zu den distalen enthält, welche als Obliquus superior und als Theil des Adductur mandibulae später in den Verband der Mandibularhöhle übergehen. Letzteres wird aber noch ganz besonders deutlich, wenn wir bei Embryo IV 197, von nahezu 4 mm Länge, erkennen, dass die ventrale Partie der Mandibularhöhlenbildung — deren dorsale nicht als discrete Blase, wie wir oben sahen, sondern als schwammartige Masse auftritt — mit der Prämandibularzellmasse eben so zusammenhängt wie mit der dorsalen Mandibularzellmasse selbst, so dass die Höhle des sog. Mandibularschlauches, aus dem die Adductorgruppe sich hervorbildet, mit der Prämandibularhöhle in Lumencommunication bei Embryonen von *Raja* mehrfach gefunden wird.

Bei dem eben citirten Embryo findet sich neben einer accentuirten Hirnbeuge mit Beginn der Sattellehne auch schon eine recht beträchtliche Kopfbeuge, deren tiefster Punkt gerade die früher bezeichnete Einbuchtung bildet. So weit also ist das Vorderhirn mit seiner Regio olfactoria und der Regio postoptica vorgewachsen; dabei ist das Infundibulum in nächster Nachbarschaft der Kopfbeuge verblieben. Nicht uninteressant an diesem Embryo ist die Bildung der vorderen Chorda: sie zeigt das große Volum dieses vorderen Stückes und bildet dadurch einen Gegensatz zu dem fast völligen Ausfall desselben bei *Torpedo*. Übrigens ist auch bei diesem Embryo keine irgendwie feststellbare Differenzirung der Prämandibularzellmasse zu bemerken.

Bei dem nur um Weniges älteren Embryo IV 190 trifft man auf den ersten Beginn einer Höhlung in den seitlichen Partien der Prämandibularzellmasse, bei gleichzeitig gesteigerter Hirnbeuge und bereits sehr beträchtlich ausgedehntem Sinus cephalicus. Der Contact des ventralen Mandibularschlauches mit den seitlichen Theilen der Prämandibularhöhlen ist sichtbar, aber kein Zusammenhang beider Lumina gegeben. Eben so verhält es sich bei Embryo IV 196, bei dem die Chorda aber bereits in großem Bogen über den Sinus cephalicus hinweg an die höchste und vorderste Spitze der Prämandibularzellmasse sich begiebt und daselbst mit einer Art von Knopf endigt. Bei diesen Embryonen zeigt sich die Kopfbeuge bereits so gesteigert, dass der Verschluss des vorderen Neuroporus auf der am tiefsten gelegenen Stelle des Kopfes gefunden wird und das Ectoderm der später durchbrechenden Mundspalte beinah schon parallel dem Ectoderm des Infundibulum und der postoticalen und olfactorischen Region gelegen ist.

Bei dem Embryo IV 210, von derselben Größe, wie die zuletzt beschriebenen, sieht man eine nicht uninteressante Variante in der Bildung der Chordaspitze. Dieselbe scheint aufzuhören an einer mittleren Stelle des dorsalen Randes der Prämandibularzellmasse und gerade an einer Einbuchtung dieses Randes, so dass die Prämandibularmasse in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt getheilt erscheint. Sieht man aber genauer zu, so erkennt man noch vor dem vorderen Abschnitt einen kugelförmigen Rest der Chorda, der sich entweder von dem übrigen Theil abgeschnürt oder von vorn herein separat aus der Prämandibularzellmasse herausgelöst hat.

Bei Embryonen von 6 mm Länge wird nur die Höhlung der

Prämandibularzellmasse beiderseits ausgeprägter: Embryo IV 185 und 189 zeigen, dass sie an der oberen äußeren Seite der Zellmasse sich zuerst geltend macht und nach innen durch mancherlei Querwände getheilt bleibt. Es bildet sich dadurch eine Blase, deren Basalwandung mit der innersten Partie der ectodermatischen Kopfbeuge parallel gerichtet ist und nach hinten innen und unten mit der Vorderwand des Mandibularschlauches gelegentlich in Zusammenhang tritt. Wie der Mandibularschlauch und die übrigen Kopfhöhlen, so wird auch die Prämandibularhöhle nach außen, vorn und unten von einer dichten Schicht Mesectodermzellen umgeben. Die Chordaspitze trifft auch bei den beiden Embryonen auf die Mitte der oberen Grenze der Zwischenplatte, so dass eine vordere und eine hintere kleine Vorragung die Chordaspitze umgeben. Untersucht man diese Partie auf Horizontalschnitten, so zeigt sich wiederum, dass diese Theile der Zwischenplatte sich zur Chordaspitze genau so verhalten, wie die Mesodermpartien im Hinterkopf und Rumpf, aus denen die eigentlichen Urwirbel entstehen, wodurch die ursprüngliche Urwirbelnatur der Zwischenplatte auch bei *Raja* wahrscheinlich gemacht wird.

Bei Embryonen von 7—8 mm Länge beginnt die Prämandibularhöhle schon die Blasengestalt anzunehmen, ihre Wandungen dehnen sich in allen Richtungen aus und verdünnen sich; die bisherigen Zwischenwände aber bleiben mehr auf den inneren Theil in der Nachbarschaft der Zwischenplatte und in dieser selbst beschränkt. Die Zwischenplatte verschmälert sich in ihrem Längsdurchmesser, gleichzeitig aber wächst der Höhendurchmesser, und es prägen sich immer mehr die beiden vor und hinter der Chordaspitze sich findenden blasenartigen Vorwölbungen aus, so dass die Chordaspitze selbst wie in einer Vertiefung zu enden scheint (Taf. 6 Fig. 6).

Bei 9 mm messenden Embryonen trifft man zwei Fälle, bei denen die Chordaspitze wie mit einem Knopfe in der oberen Wandung der Zwischenplatte eingedrungen und fast festgewachsen erscheint, so dass von vorn und hinten diese obere Wandung sich um die Spitze herumzulegen scheint. Diese Bilder lassen glauben, dass die Zwischenplatte auch nach ihrer oberen Grenze noch ein Wachsthum entfaltet und dabei die mehr oder weniger starre Chordaspitze eben einschließen muss. Ein solches vorübergehendes Wachsthum wäre nicht auffallend, sondern nur die Consequenz phylogenetisch früheren Geschehens, wenn man sich vorstellt, dass aus diesen der Chordaspitze anliegenden Mesodermtheilen noch Urwirbel resp. functionirende

Muskeln hervorgingen, die erst später durch die Schädelbildung zur Unthätigkeit und damit zur Rückbildung verurtheilt wurden; andererseits ist es auch möglich, dass die Chordaspitze bei einzelnen Individuen einen größeren Rest von Prämandibularzellen in sich eingeschlossen hat und dadurch die ursprünglich bilateralen Mesodermpartien der Zwischenplatte aus einander drängt. Bei dem Embryo VI 336, der diesen Zustand aufweist, findet sich im Übrigen, dass die Prämandibularhöhlen schon ballonförmig aufgeblasen erscheinen und als einzige der Kopfhöhlen diesen großen Hohlraum aufweisen, wie schon in der vorigen Studie hervorgehoben ward, mit dem langgestreckten Lumen des Mandibularschlauches aber gelegentlich durch eine schmale Straße in Verbindung stehen, welche freilich bei manchen Embryonen, wie z. B. bei VI 301, von 21 mm Länge in eine breite Communication zwischen beiden Höhlungen sich ausgestaltet. Die Kopfbeuge ist bei den Embryonen dieser Größe bereits zu solcher Entwicklung gediehen, dass sich die Ectodermwandung der postorbitalen Region und der Vorder- oder Unterwand des Infundibulum beinah ganz auf die Vorderwand der im Durchbruch begriffenen Mundspalte drauflegt, so dass diese beiden ursprünglich in ein und derselben Längslinie verlaufenden Wandungen jetzt fast parallel einander entgegenlaufend gerichtet sind. Entsprechend groß ist die Sattelgegend geworden, durch welche die Chordaspitze in halbrundem Bogen auf die Zwischenplatte hinabsteigt. Die beiden urwirbelartigen Höhlungen und Vorwölbungen der letzteren haben ihre Lage auch verändert und liegen jetzt über einander, nicht mehr bloß vor einander.

Embryonen von 11 mm Länge lassen die Prämandibularhöhlen außerordentlich angewachsen erscheinen, so dass man sie Anfangs und bei oberflächlicher Ansicht für eine Mandibularhöhle halten möchte. Nach vorn zu legen sie sich um die Hinterwand der Augenblase bis auf deren dorsal höchsten Punkt herum, nach hinten drängen sie die schwammartigen Elemente der Mandibularmasse zurück: ihr Längsdurchmesser übertrifft den Höhendurchmesser fast um das Doppelte, und Zwischenwände treten erst in der centraleren Partie auf, wo die Prämandibularhöhlen in die Zwischenplatte übergehen. Die Mundspalte ist bereits beträchtlich weit offen, die Einklemmung des Ectoderms der Kopfbeuge schon so weit gediehen, dass, hätte man ihre allmähliche Bildung nicht beobachtet, sie als eine selbstthätig entstandene Einstülpung der Hypophysis erscheinen müsste, an deren Grunde eben so die hintere und untere Spitze des

Infundibulums wie die zu einem ovalen Canal gewordene Zwischenplatte liegt, über deren vorderem oberem Ende die Chordaspitze endet.

In diesem Stadium beginnt eine Bildung sich zu accentuiren, welche bisher unbekannt oder unbeachtet geblieben ist.

Ich erwähnte oben auf pag. 216, dass die Prämandibularzellmasse sich von vorn herein in ähnlicher Weise mit dem darunter liegenden Ectoderm der späteren Kopfbeuge, d. h. also der Hypophysenregion, verbunden zeigt, wie das Entoderm der späteren Mundspalte mit dem daranliegenden Ectoderm — und da die Prämandibularzellmasse eben so mit dem Entoderm verbunden, ja, wie die früheren Stadien besonders von *Acanthias* und anderen Squaliden, auch von *Torpedo ocellata* zeigen, sogar bis weit in die Postorbital- und olfactorische Region als vordere Verlängerung des Entoderms hineinreicht, so darf wohl auch angenommen werden, dass auch bei *Raja* die ventral gelegene Schicht der Prämandibularzellmasse aus wirklichen Entoderm- resp. Darmzellen besteht.

Untersucht man nun Stadien von 11 mm bis hinauf zu 16 und 17 mm Länge, so findet man ausnahmslos — wenigstens bei den ziemlich zahlreichen mir zu Gebote stehenden Embryonen — dass die Zwischenplatte außer mit der dorsal von ihr gelegenen Chordaspitze auch in directem Zell- oder Gewebszusammenhange mit einer bestimmten Stelle der Ectodermpartie der Kopfbeuge geblieben ist. Diese Stelle liegt frontal von der höchsten Durchbruchstelle der Mundspalte, caudal von dem Boden der Kopfbeuge resp. der späteren Hypophyse, in welche bei weiterer Entwicklung dieselbe einbezogen wird. Die Verbindung dieses Stranges mit dem Ectoderm der Hypophysengegend weist bei dem 14 mm langen Embryo VI 351 eine breite Basis auf, welche nach hinten zu in zelligem Zusammenhange mit der am weitesten nach vorn sich streckenden Partie des Mundentoderms steht (Taf. 6 Fig. 10). Der Strang selber scheint gelegentlich ein Lumen zu besitzen, seine Wandungen sind unregelmäßiger Art, die Zellen offenbar in Rückbildung begriffen. Die hintere Wandung erscheint stärker als die vordere; wo aber das Lumen nicht mehr sichtbar ist, legen sich die Zellen beider Wandungen so dicht an einander, dass nur noch an den inneren, der Zwischenplatte zugewendeten Stellen ein blasenförmiges Lumen übrig bleibt, welches dann, mit den übrigen Blasen der Zwischenplatte verglichen, erkennen lässt, dass auch der ganze Strang eben nur der untere hintere Theil der Zwischenplatte ist und die ursprüng-

lich entodermale Verbindung mit den mesodermalen dorsaleren und lateralen Partien der Prämandibularmasse darstellt. Der Strang ist fast immer leicht gebogen, ähnlich wie die Ectodermpartie, in deren Nachbarschaft er verläuft, bis er in die Zwischenplatte einläuft mit ihren unregelmäßigen blasenförmigen Divertikeln, die sich um die mittlere Haupthöhle gruppiren, deren hinterer, oberer Wandung sich die Chordaspitze einfügt, und welche an dem Grunde der Hypophysis resp. Kopfbeuge und neben der Spitze des Infundibulums gelegen ist.

Ich beschränke mich auf diese wenigen Angaben, da, wie bereits gesagt, diese Bildung mit einer Reihe anderer den Gegenstand einer eigenen »Studie« bilden soll.

Die weiteren Schicksale der Prämandibularhöhlen bei *Raja batis* sind dieselben, wie bei den übrigen Selachiern. Die Zwischenplatte vereinfacht sich immer mehr, bis sie nur einen einfachen Canal vorstellt, dem sich von oben die Chordaspitze anschließt, während hier und da noch Reste der kleineren Blasen vorkommen: der an die Unterwand der Hypophyse gehende Strang löst sich auf, und schließlich unterbricht ein gleicher Auflösungsprocess auch die Verbindung der Zwischenplatte mit den eigentlichen Prämandibularhöhlen; es bleibt nur ein kleiner Zellrest der ganzen Zwischenplatte dicht unter der Hypophyse übrig; bei Embryonen von 26—30 mm Länge geht auch dieser zu Grunde, und von der ganzen, so complicirten Bildung bleibt gar nichts übrig.

m. *Raja radiata.*

Nicht nur unter den mir zugänglichen *Raja*-Arten, sondern überhaupt unter allen von mir untersuchten Selachiern scheint *Raja radiata* die übersichtlichste Lesart der Mesodermgliederung aufzuweisen — in gewissem Sinne noch übersichtlicher als *Torpedo marmorata*. Leider besitze ich nur 9 Embryonen zwischen 2 und 8 mm Länge, kann also nichts aussagen über die Constanz dieser Übersichtlichkeit, und ob sie in entwickelteren Stadien auch bestehe; für die jüngeren Stadien aber ist sie jedenfalls ein um so werthvolleres Vorkommen, als sie an einer weiteren Selachierart die Grundlagen verstärkt, auf welche gestützt in den vorliegenden »Studien« die Segmentation des Kopfes zu erweisen unternommen worden ist.

Leider besitze ich keine Querschnitte jüngerer Stadien, kann

also über die ursprüngliche Gliederung der Zellmassen, aus denen später die Prämandibularhöhlen und die sie verbindende Zwischenplatte hervorgehen, keine entscheidende Auskunft geben: irgend eine bestimmte Grenzlinie zwischen dem Entoderm, aus welchem wirkliche Darmwandung wird, und den Zellmassen, aus welchen die Prämandibularhöhlen entstehen, ist nicht zu finden: ob also diese Zellmasse nur Producte, d. h. Abspaltungen des Entoderms sind, wie die übrigen Theile des seitlichen Mesoderms, oder ob sie, wenigstens ihre centraleren Theile, wirkliches Entoderm sind, das ähnlich, wie die große Masse desselben, Darmwand gewesen war und eigentlich wieder hätte werden sollen, wären nicht umgestaltende Einflüsse aufgetreten, lässt sich aus unmittelbarer Anschauung meiner Präparate nicht entscheiden. Jedenfalls ist die Masse dieser vorderen Zellen sehr groß (Taf. 7 Fig. 1), vielleicht größer als bei den anderen Arten, und sie ist wie bei jenen scharf getrennt und abgegrenzt von dem darüber und davor liegenden Medullarrohr, dagegen mit dem darunter liegenden Ectoderm fast eben so verschmolzen, wie mit dem eigentlichen Entoderm (Taf. 7 Fig. 5—9).

Ein in Querschnitte zerlegter etwas weiter entwickelter Embryo von einer nicht genau zu bestimmenden Länge, die aber zwischen 6 und 8 mm (VII 511) zu liegen scheint, giebt einige interessante Aufschlüsse über die Prämandibularzellmasse und ihre Differenzirung. Geht man von einem Schnitt, welcher zwar den blind geschlossenen Vorderdarm oberhalb der eben erst im Durchbruch begriffenen Mundspalte, aber keine aus der Differenzirung der Prämandibularzellmasse herrührende Bildung getroffen hat, frontalwärts weiter, so trifft man sehr bald auf denjenigen Schnitt, welcher die eingeklemmte sackförmige Spitze des Ectoderms der Kopfbeuge trifft. Das ist derjenige Schnitt, bei welchem die ersten Spuren von zelligen Elementen der Prämandibularmasse sich zu zeigen beginnen; dieselben bestehen in Gruppen von Mesodermzellen, welche z. Th. kreisförmig angeordnet von Auge und Sinus cephalicus vorn und hinten, sowie von Entoderm und Hypophysisanlage innen, und von der Körperwand außen begrenzt werden; auch einige Blutgefäßzellen finden sich an dieser Stelle, aus welchen wahrscheinlich das wichtige Gefäß sich bildet, welches vom Sinus cephalicus zum Auge verläuft, und welches wir an anderer Stelle ausführlich in seiner Bedeutung zu würdigen haben werden. Auf dem folgenden Schnitt sieht man, wie von diesen seitlichen Mesodermzellmassen Ausläufer bis in die Mitte gehen und sich zwischen

die Vorderwand des noch mit deutlichem Lumen versehenen Entodermrohres und die Hinterwand der gleichfalls noch mit Lumen versehenen ectodermalen Hypophysisanlage einschieben. Der nächste Schnitt zeigt, wie beide Lumina anfangen, zu verstreichen; die Rohrgestalt des Ento- und Ectoderms erkennt man nur noch an der Gruppirung der Kerne ihrer Wandungszellen. Auf dem nächsten Schnitt ist auch dieses für das Entoderm vorbei: der Schnitt hat die Kuppe seiner Wandung getroffen, von deren Seiten eben jene Zellen ausgehen, welche die Mesodermzellmassen der Prämandibularhöhlen mit dem Entodermrohr verbinden; irgend eine bestimmte Grenze der einen Partie gegen die andere ist auch hier nicht zu erkennen, so dass also auch keine bestimmte Abgrenzung des Entoderms gegen die Zwischenplatte zu erkennen ist, welche jetzt in der Medianlinie die Fortsetzung des Entoderms bildet und zwischen sich und dem Boden des Medullarrohrs noch die letzten Spuren der ectodermalen Hypophysis erkennen lässt. Den Zellen der Zwischenplatte kann man keinerlei bestimmte Gruppirung nachsagen: jeder Schnitt verändert das Bild; aber meistens kann man doch so viel sehen, dass wenigstens 6—8 Zellreihen den Durchmesser der Zwischenplatte erfüllen. Nach beiden Seiten freilich hat man den Eindruck einer zweitheiligen Bildung, in welche sie ausläuft: die Prämandibularhöhle erscheint nämlich, wie es ja auch schon die Embryonen von *Raja batis* (Taf. 6 Fig. 10) auf Sagittalschnitten erkennen ließen, in vielen Fällen in zwei über einander gelegene Hohlräume geschieden, welche natürlich auf Querschnitten nicht über, sondern hinter einander gefunden werden. Dies ist doppelt interessant, weil es die große Ähnlichkeit nachweist, die in der Ausgestaltung der Prämandibularhöhle und der hinter ihr liegenden Mandibularhöhle besteht. Denn, wie die letztere bei *Raja* nicht als eine einzige große Blase auftritt, sondern als eine Anzahl kleinerer, hinter einander liegender, mehr oder weniger selbständiger Abschnitte, die lateralwärts kreisrunde Hohlräume aufweisen und nur ventralwärts, ähnlich wie bei *Torpedo*, zu einem gemeinschaftlichen Hohlraum des Seitenplattenschlauchs zusammenfließen, so zeigen auch die Prämandibularhöhlen in diesem Stadium zwei solche Hohlräume an ihrem lateralen Ende, welche später offenbar zusammenfließen zur Herstellung des Gesammtlumens der eigentlichen Prämandibularhöhle.

Bei dem Embryo VII 1, von 8 mm Länge, ist dann die eigentliche Prämandibularhöhle zu einer einheitlichen Blase zusammenge-

schmolzen und schickt sich an, eine eben so große Ausdehnung zu erreichen, wie bei *Raja batis*. Ob diese Ausdehnung nur auf das Conto der vorderen jener eben erwähnten Blasen (Taf. 7 Fig. 10) kommt, oder ob auch die hintere daran Theil nimmt, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, da auf der Hälfte der Ausdehnung von der Medianebene bis zur äußersten lateralen Wandung der Prämandibularhöhlen auf Sagittalschnitten die obere Wandung der großen Höhle eine Anlagerung zeigt, die, medianwärts sich erweiternd, auf dem Querschnitt als die hintere Abtheilung der Gesammtbildung erscheint. Auf den Sagittalschnitten ist sie es, welche durch die Zwischenplatte von einer Seite zur anderen sich fortsetzt und dabei ihr Lumen behält, während die vordere größere Blase zwar auch als Strang in der Medianebene zu erkennen ist, aber bei dem vorliegenden Embryo jedenfalls nicht mit einem durchgehenden Lumen versehen ist. Auf den Schnitten, die der Medianebene am nächsten liegen, sieht man auch bei diesem Embryo eine zellige Brücke zwischen diesem Strange, welcher die vorderen Abtheilungen verbindet, und der Kuppe des Vorderdarmes als letzten Rest des ursprünglichen Zusammenhanges der Zwischenplatte mit dem Vorderdarm (Taf. 7 Fig. 10).

n. *Raja asterias*.

Die schon bei Darstellung der Verhältnisse der Mandibularhöhle betonte Zerbrechlichkeit der Embryonen dieses Rochens macht die genaue Feststellung der Anlage und Entwicklungserscheinungen der Prämandibularhöhlen schwieriger, als bei den anderen Selachiern. Immerhin kann man erkennen, dass keine irgend wie wesentlichen Unterschiede gegenüber *Raja batis*-Embryonen vorkommen, so dass also keine neue Einsicht durch die Beschreibung des Thatbestandes bei *Raja asterias* gewonnen werden dürfte. Hervorheben möchte ich nur, dass der Strang zwischen Zwischenplatte und Ectoderm der Kopfbeuge resp. der späteren unteren Hypophysenbucht auch bei den Embryonen von *R. asterias* regelmäßig vorkommt und gleichfalls mit breiter Basis sowohl dem Ectoderm wie auch dem vordersten Theil des Mundentoderms anhaftet. Die Krümmung des Stranges ist aber sehr viel beträchtlicher als bei *Raja batis*.

Erwägungen über die morphologische Bedeutung der Prämandibularhöhlen.

Von allen Autoren, welche bisher die vexatissima quaestio des Vorderkopfmesoderms behandelt und erörtert haben, ist Neal, wenn nicht der erfolgreichste, so doch einer der eingehendsten und kritisch schärfsten gewesen. In seiner Arbeit »The Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias*. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31. 1898« behandelt er diese Fragen unter dem speciellen Titel »Somatic Value of the Pre-otic Mesoderm Segments« (pag. 187—207) und unterzieht alle bis zum Zeitpunkt der Niederschrift seiner eigenen Arbeit erschienenen früheren Arbeiten einer scharfen, zugleich aber unbefangenen und vorurtheilslosen Kritik, welche schließlich zu dem Ergebnis gelangt, dass Neal im Großen und Ganzen sich den Auffassungen anschließt, die wir van Wijhe verdanken.

In meinen Untersuchungen über die »Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen« (Studien 18 u. 21) habe ich gerade die von van Wijhe aufgestellten Auffassungen in mehr als einer Richtung bekämpft, hätte also schon damals Gelegenheit gehabt, auch die Arbeit Neal's in den Kreis meiner kritischen Erörterungen zu ziehen. Ich habe davon absichtlich Abstand genommen, weil ich diese Erörterung erst vornehmen wollte, nachdem ich nicht nur die Occipitalsomite, sondern auch die prootischen Mesodermbildungen der Selachier-Embryonen in umfassender Weise bearbeitet haben und dadurch in den Stand gesetzt sein würde, meine eigenen Anschauungen auf möglichst breiter thatsächlicher Basis vorlegen zu können. Das ist bis zu gewissem Grade geschehen; es erwächst mir nun die Aufgabe, neben den früheren auch die Neal'schen kritischen Erörterungen einer Prüfung zu unterwerfen und so weit als möglich festzustellen, wo ich dem amerikanischen Autor zustimmen, wo ich abweichen muss, oder wo es zweifelhaft bleibt, ob seine oder andere Auffassungen mit den durch diese neuen Untersuchungen erweiterten thatsächlichen Befunden im Einklang stünden.

Gleich in dem ersten Absatz seiner Darlegungen giebt Neal einen Beweis seiner kritischen Umsicht und Unparteilichkeit, indem er sagt (pag. 187): »it seems to me not inconsistent with this purpose [scil. to discuss the nature of the neuromeric segmentation and the relations of neuromeres to other segmental structures] to inquire into the credentials of those mesodermal segments in the Selachian

head which VAN WIJHE in his famous paper considered of somatic value. The confirmation of their presence in *Squalus* given by HOFFMANN and myself, while strengthening the belief in their permaneney which has been greatly shaken by the discovery of more numerous segments in other Selachii (*Torpedo*) by no means demonstrates their somatic value«. (Hier macht NEAL die Anmerkung: »it is a matter of great interest that the latest investigation upon *Torpedo* (SEWERTZOFF 1898) shows that the mesodermic segmentation in *Torpedo* and *Pristiurus* is the same. Thus VAN WIJHE's results receive repeated confirmation«.) Dann fährt NEAL im Text fort: »The discrepancy in the results of investigators of the mesomeric, as well as of the neuromeric, segmentation most certainly justifies RABL's complaint of the hasty way in which investigators have given mesodermal segments somatic value. In no question of morphology to-day is conservative judgment more needed«. Dass NEAL also von vorn herein als eine erst zu erledigende Frage ansieht, ob die sog. vorderen Kopfhöhlen wirklich den morphologischen Werth von Somiten haben, bringt ihn zur Gegenüberstellung der von MARSHALL, VAN WIJHE, KILLIAN, HOFFMANN, Miss PLATT und ihm selbst aufgestellten Argumente zu Gunsten und der RABL'schen Argumente zu Ungunsten dieser Auffassung (l. c. pag. 188 u. 189). Weiter aber bespricht NEAL den Gegensatz der Auffassung KUPFFER's und einiger seiner Anhänger, welche die Mandibular- und Prämandibularhöhlen als umgewandelte vordere Kiemensäcke auffassen, gegenüber der großen Mehrzahl Anderer, die in ihnen Mesodermelemente sehen. Dann geht NEAL zu der Frage über, ob die Prämandibularhöhlen und besonders auch die Zwischenplatte dorsale oder ventrale, d. h. also Urwirbel- oder Seitenplattenelemente darstellen. NEAL stellt sich entschieden auf die Seite derjenigen, die in den beiden vorderen Kopfhöhlen ausschließlich mesodermale Bildungen sehen, und sagt (pag. 193): »The evidence obtained by me, which leads me unhesitatingly to accept the view of the first [i. e. VAN WIJHE] that the head somites are serially homologous with trunk segments, is as follows. I find the pre-otic mesodermal segments as described by VAN WIJHE (1882) most clearly defined by mesodermal constrictions or clefts in embryos of *Squalus acanthias* with 28 or 30 somites. They are so distinctly marked that they may be seen in whole specimens properly cleared, as well as in sections. Moreover, they are found to be the same on both sides of the embryo.« Und das letztere, von NEAL offenbar als beweiskräftig angesehene

Argument bewegt ihn dann, die folgende Anmerkung zu machen: »An examination of some finely preserved embryos of *Torpedo ocellata*, kindly given me by my friend, Prof. A. N. Sewertzoff, leads me to agree with Sedgwick (1892) that this is not true of the mesoderm segments discovered by Dohrn (1890) in that form. Dohrn apparently did not endeavor to ascertain whether they were symmetrical or not. I am unable to determine, whether or not there is a correspondence of the mesodermal segments on the two sides of the head anterior to the one which, in my opinion, corresponds with the 15th segment of Dohrn. While my own negative conclusions cannot be regarded as in any sense disproof of the segmental value of Dohrn's segments, it is my opinion that the evidence of their variability shown by the conflicting results of Killian tends to throw considerable doubt upon it. Since Killian finds that of the anterior of these segments one is to be regarded as the sclerotome portion of a somite, while others are simply vesicular enlargements of the mesoderm of the mandibular arch, it is to be inferred that Dohrn subjected the head somites of *Torpedo* to little critical examination. To regard as evidence of somites all vacuolar spaces in the dorsal (and lateral!) mesoderm which appear between the somatopleure and splanchnopleure at the time these layers separate, seems to be too uncritical. Similar phenomena appear in the mesoderm of *Squalus* in those early stages of development, when the coelom is in the process of formation, viz. in stages when the neural plate is widely expanded and the embryo possesses 4 or 5 somites. Recent studies by Sewertzoff render still more doubtful the results of Dohrn and Killian«. Wie weit meine erste Darstellung der Somitenbildung des Kopfes von *Torpedo* unrichtig war, habe ich in der 21. Studie pag. 194 selbst ausgesprochen, habe dabei aber auch meine Reserven gegen die damals vorliegenden Einwürfe von Killian und Severtzoff gemacht, die Neal'sche Kritik indess noch nicht berücksichtigt. Um so mehr habe ich jetzt darauf einzugehen und werde es weiter unten thun, so weit Neal mich dessen nicht in eigner Person überhebt. Denn er geht auf pag. 195 dazu über, selbst Argumente aufzustellen, um die Unregelmäßigkeiten und Unvollständigkeit in der Bildung und Ausbildung der vorderen Mesodermbildungen, im Widerspruch gegen Rabl, zu erklären. So sagt er auf pag. 195: »Differences in time of development and of differentiation are to be expected when a comparison is made between the Anlagen of serial organs,

some of which become highly differentiated, while the others are becoming rudimentary.... It also follows, that the discontinuity in the development of the more anterior constrictions may be explained as in great measure due to degeneration.« Weiter unten werde ich diese Argumente noch wesentlich verstärken und auch weitere Beispiele dafür citiren, dass auch antimerische Ungleichheit auf diese Weise begreiflich wird, desshalb also um so weniger einen Gegengrund für meine Auffassung der *Torpedo*-Segmentation im Vorderkopf abgeben kann.

Neal prüft weiterhin die Stärke des Rabl'schen Gegengrundes, die Muskulatur der vorderen Kopfhöhlen entwickle sich anders als die der Rumpfmetameren, könnte also auch nicht mit ihnen homologisirt werden. Neal weist diese Gründe zurück — und durch weitere Argumente werde ich mich seinem Urtheile anschließen, dabei freilich noch mal darauf hinweisen müssen, dass die vordere Hälfte des M. rectus externus aus Zellmaterial der Mandibularhöhle hervorgeht, nicht aus dem der III. Kopfhöhle der Autoren, wie auch noch Neal meint. Bezüglich des M. obliquus superior werde ich eine von derjenigen Neal's einigermaßen abweichende Auffassung im Zusammenhang zu begründen haben.

Auf pag. 199 endlich giebt Neal eine ausführliche Darstellung seiner Anschauungen über den morphologischen Charakter der Prämandibularhöhlen. Zunächst weist er die Kupffer'sche Ansicht zurück, die Prämandibularhöhlen seien Ausstülpungen des wirklichen Entoderms, ständen somit auf dem morphologischen Niveau vorderer Kiemensäcke. Seiner ausführlich begründeten Ansicht nach handle es sich bei der Prämandibularzellmasse und ihren späteren Producten ausschließlich um dorsales Mesoderm, die Zwischenplatte aber sei in ihren mittleren Theilen undifferenzirtes vorderstes Chordagewebe, während die mehr seitlichen Theile derselben, wie schon Killian betont habe, Sklerotomen zu parallelisiren seien. Auch die aus der Lagerung der Zwischenplatte gegenüber den großen Blutgefäßen hergenommenen Argumente, wonach dieselbe ein ventrales Gebilde sein sollte, weist Neal ausführlich zurück, und schließlich corrigirt er auch die Behauptung Hoffmann's, die vom Oculomotorius innervirten Augenmuskeln entstünden sämmtlich aus dem unteren, hinteren »Fortsatz« der Prämandibularhöhlen, wennschon er nicht ganz sicher zu sein glaubt, »because of the complicated development and the secondary subdivisions of this cavity«. Dann folgt eine eingeschobene Erörterung über die richtige Deutung der

Augenmuskeln von *Ammocoetes*, und schließlich wird die »anterior head cavity« Miss Platt's erörtert, wobei indess über die von Miss Platt und Hoffmann gebrauchten Argumente kaum hinausgegangen wird, wonach die, so weit bekannt, nur bei *Acanthias* und *Galeus* gefundene anterior head cavity »serially homologous with those behind« ist, und desshalb, wie in einer Anmerkung auf pag. 206 gesagt wird, besser als die eigentlichen Prämandibularhöhlen mit den Kopfhöhlen (vorderen Entodermtasche) des *Amphioxus* homologisirt würde. Neal schließt diese Erörterungen auf pag. 206 mit dem »Summary«: »Neuromeres and somites show an exact numerical correspondence throughout the length of the embryo. The serial alternation of myelomeres and somites evinces the metamerism of the former, while the exact numerical correspondence of the encephalomeres and head somites appears equally convincing evidence of the metameric value of the encephalomeres. The head somites in *Squalus* are homologous with those described by van Wijhe for *Scyllium* and *Pristiurus*, and there is yet another anterior to these, viz: the ‚anterior' somite first seen by van Wijhe in *Galeus*. The somatic value of the post-otic head somites is indisputable. The pre-otic somites, five in all, are also in my opinion homodynamous with trunk somites. They are segments of the dorsal mesoderm (with the possible exception of the ‚anterior'), which, as exemplified in the third somite (van Wijhe's), becomes differentiated into myotome and sclerotome. While the ‚anterior' and the fourth somites become rudimentary and develop no muscle fibres, the eye muscles are differentiated from the median and lateral walls of the first, second and third. The eye muscles of Selachii are therefore somatic in their origin, not splanchnic, as has been held by Hatschek and Kupffer. It will furthermore be shown, that the nerves wich supply them, are serially homologous with ventral spinal nerves.«

So weit die Wiedergabe der kritischen Darlegungen Neal's. Welche Folgerungen er aus denselben für das Gesammtproblem gewonnen hat, sagt ein kleinerer Aufsatz, betitelt »The problem of the Vertebrate head«, den ich aber hier nicht weiter analysire. Es wird nun meine Aufgabe sein, im Hinblick auf die Neal'sche Darstellung und im Anschluss an meine früheren »Studien«, besonders die 18., 21. und 22., meine eigne Auffassung des Vorderkopfmesoderms, speciell der Prämandibularhöhlen mit all ihrem Zubehör hier darzulegen.

Ich beginne mit der Discussion der Frage, ob, wie Kupffer geglaubt hat, die vorderen Kopfhöhlen in der That homodynam mit

Kiemensäcken seien — eine ja auch von Neal berücksichtigte, aber zurückgewiesene Auffassung. Kupffer gewann diese Anschauung durch seine Untersuchung der *Ammocoetes*-Embryologie, ward aber durch die späteren Untersuchungen Goette's und Koltzow's widerlegt. Meine eigne Bearbeitung der *Ammocoetes*-Entwicklung schließt sich in ihren Resultaten durchaus denen der beiden, eben genannten Forscher an: obschon dieselbe, gerade mit Bezug auf die Mandibularhöhle und die Prämandibularhöhle, sehr ausführlich ausgearbeitet vor mir liegt, verschiebe ich dennoch ihre Publication, weil es mir noch nicht gelungen ist, in abschließender Weise die Homologisirung der Augenmuskeln und ihrer Nerven mit den Verhältnissen der Selachier durchzuführen, da es versäumt worden ist, im vergangenen Frühjahr die erforderlichen Zwischenstadien zu besorgen, die, wie Koltzoff und andern Autoren, auch mir noch fehlen. Ich kann aber so viel sagen, dass die Entwicklungsweise der beiden vorderen Kopfhöhlen bei *Ammocoetes* in keinem essentiellen Punkte von der der Selachier abweicht: in den Einzelheiten freilich sind beide gründlich verschieden, aber diese Verschiedenheit bezieht sich nicht auf phylogenetisch zurückliegende Verhältnisse, sondern auf die Abweichungen, welche wahrscheinlich durch die verschiedene Ausbildung und Functionirung der aus beiden Kopfhöhlen resultirenden Muskulatur hervorgebracht wird: bei der Prämandibularhöhle auf die mit der späten Ausbildung der Augenmuskeln zusammenhängenden Hemmungserscheinungen, bei der Mandibularhöhle auf all die Umwandlungen, welche durch die Ausbildung des Saugmauls, seiner Function als Pumpe und der damit im Zusammenhang stehenden Ausbildung des Velums bei den Cyclostomen verursacht werden. Sobald es mir gelungen sein wird, die Entwicklungsgeschichte der Augenmusculatur lückenlos bei *Ammocoetes* auszuarbeiten, werde ich meine Untersuchungen veröffentlichen und den Beweis zu führen suchen, dass die Abweichungen der gesammten Gestaltung des Vorderkopfes von *Ammocoetes* gegenüber den Selachiern sich bis in die Einzelheiten begreifen lassen unter Zugrundelegung der Auffassung, dass die Anpassung der Cyclostomen an halb parasitische Lebensweise für ihre anscheinend einfachere und primitivere, in Wirklichkeit aber reducirtere Organisation verantwortlich zu machen sei.

Werden aber die Kupffer'schen Argumente, welche von der *Ammocoetes*-Entwicklung herrühren, zurückgewiesen, so verliert seine Anschauung, als handle es sich bei den beiden vorderen Kopfhöhlen um umgewandelte Kiemensäcke, jeden thatsächlichen Boden, denn

die Entwicklung bei den Selachiern ist so deutlich und klar, dass kein Zweifel darüber bestehen bleiben kann, dass die Elemente, aus denen die Mandibularhöhle sich aufbaut, also wahrscheinlich auch das Material der Prämandibularhöhle, aus denselben Quellen stammen, wie das ganze sog. axiale oder gastrale Mesoderm, d. h. aus den zelligen Elementen der sog. Mesodermfalte oder -rinne des Entoderms. Woher freilich in letzter Instanz diese zelligen Elemente der Mesodermrinne stammen, und ob ihr Zusammenhang mit dem Entoderm nicht nur ein appositioneller kein genetischer sei, ist eine andre Frage, die freilich auch schon oft genug discutirt aber noch nicht erledigt ist. Und eben so wie mit dem Mesoderm steht es mit der Chorda: denn die Entscheidung der Frage, ob in der That die Chorda je genetisch zum Entoderm gehört habe, muss davon abhängen, was man unter dem Ausdruck Entoderm versteht: ob ein in phylogenetisch früheren Epochen functionirendes Darmrohr, dessen gesammte Wandungen in die Functionirung des Darmrohrs als solches einbezogen waren, sei es auch nur zu irgend welcher Hilfsfunction der Verdauung, oder nur die mehr oder weniger einheitlich erscheinende innere Zellschicht der Embryonen, das sog. innere Keimblatt, dessen Einheitlichkeit mehr eine local-topographische, als eine genetische sein könnte. An den Wirbelthierembryonen, speciell den Selachiern, kann man nicht constatiren, es müsse mit Nothwendigkeit angenommen werden, die Chorda ginge aus Zellen hervor, die einstmals einem functionirenden Darmrohre angehört haben, deren Zellvorfahren also an der Verdauungsfunction directen Antheil genommen hätten: die Zellen, welche das Selachierdarmrohr de facto bilden, wachsen von den Seiten unter der Mesodermrinne und dem Chordaentoblast einander entgegen und verbinden sich erst in der dorsalen Mittellinie zum Rohr; das ganze Dach des Entodermrohres der jüngsten Embryonen nimmt daran keinen Theil und kann somit vielleicht auch durch Eingelagertsein in Zusammenhang mit dem Entoderm gerathen sein. Die Kiemensäcke der Selachier und andrer Wirbelthiere entstehen aber aus dem wirklichen Darmentoderm, nachdem dasselbe unter der Mesodermrinne und dem Chordaentoblast sich bereits in der dorsalen Mitte zusammengeschlossen hat; es besteht also ein nachweislich großer Unterschied zwischen den Mesodermausstülpungen des früh-embryonalen Entoderms und den Kiemensack-Vorwölbungen des späteren geschlossenen Darmrohrs — diesen Unterschied hat Kupffer übersehen, als er seine Hypothese von der Kiemensacknatur der Mandibular- und Prämandibularhöhle aufstellte.

Bei der Prämandibularhöhle verleitete ihn nun noch speciell der langdauernde, räumliche Zusammenhang, in welchem die ursprüngliche Zellmasse derselben mit dem Vordertheil des definitiven Darmes bestehen bleibt, und die Schwierigkeit, in diesen frühen Stadien einen Unterschied in der Werthigkeit der diese Masse zusammensetzenden Zellen festzustellen. Dass *Ammocoetes* für diese Feststellungen ein sehr viel ungeeigneteres Material bildet als z. B. die Selachier, ist Jedem klar, der beide Typen bearbeitet hat; wenn trotzdem die Morphologen ein besonderes Gewicht auf die Erwirung dieser Verhältnisse bei *Ammocoetes* legen, so gründet sich das auf die noch immer fast allgemein festgehaltene Auffassung der »primitiven Form«, die man in den Cyclostomen vor sich zu haben glaubt. Es ist zwar nicht zu leugnen, dass im letzten Jahrzehnt sich langsam ein Umschwung anzubahnen begonnen hat: viele Autoren fangen an, der Eine hier, der Andere da, die Einflüsse der parasitischen oder der limnicolen Lebensweise auf die Organisation der Petromyzonten zuzugestehen, und manch Einer sieht die reducirende Wirkung derselben auch schon in der Entwicklungsweise. Aber noch stehen zu viele und zu compacte, traditionelle Anschauungen im Wege, um den ganzen Umfang dieser Reductionen anzuerkennen, die alle erst weggeräumt werden müssen, ehe an einen Ausgleich zwischen der Tradition und denjenigen Grundanschauungen zu denken ist, die den Verfasser dieser »Studien« seit Jahrzehnten zum Gegner der ersteren gemacht haben. Auch Kupffer verfiel in besonderem Grade dem Glauben, bei der Untersuchung des *Ammocoetes* relativ primitive Zustände vor sich zu haben, was ihn auch dazu verleitete, einen Lobus impar olfactorius als Ursprung der Monorhinie, in der Hypophyse den Urmund, in der Prämandibularzellmasse vordere Kiemensäcke und in der außergewöhnlich umfangreichen und complicirten Gestaltung der Mandibularhöhle und des Stomodäums weitere Reste vorderer Kiemensäcke zu erblicken. Hätte er statt dessen am Kopfe der Cyclostomen eine weit ausgedehnte Wirkung theils reducirender und theils umformender Einflüsse halb parasitischer Lebensweise gesehen, so würde er wohl in vielem scheinbar Primitiven Reducirtes und in anderen Abweichungen von dem bei Selachiern und anderen Vertebraten Herkömmlichen Neugestaltungen der specifischen Cyclostomennatur erblickt haben, deren frühzeitiges Auftreten bei den Larven in der veränderten Lebensweise derselben ihre ausreichende Erklärung finden dürfte. Indessen ist hier nicht der Ort, eine phylogenetisch-morphologische Analyse der Cyclostomenorganisation vor-

zunehmen, und so wende ich mich von der, auch schon durch die eingehende Kritik Koltzoff's als widerlegt anzusehenden Hypothese Kupffer's ab, um die Erörterung der Fragen des morphologischen Werthes der Mandibular- und Prämandibularhöhlen als ausschließlich mesodermaler Bildungen vorzunehmen und dabei den Punkt speciell ins Auge zu fassen, mit welchem auch Neal seine Erörterungen begann: ob die Mandibular- und die Prämandibularhöhlen nur je einem Somit gleichzusetzen seien, ob in ihnen dorsale oder ventrale Bildungen vorlägen, und welche morphologische Bedeutung den Platt'schen Kopfhöhlen zuzuerkennen sei?

Bei der Erörterung dieser Fragen stehe ich von vorn herein auf einem anderen Standpunkt, als die meisten meiner Vorgänger, speciell Neal und van Wijhe. Das ergiebt sich aus den Darlegungen, welche in der 18. und 21. Studie über die Occipitalsomite von mir gegeben wurden. Ich sehe die räumliche Trennung der Somite in den Stadien vom Beginn der ersten Urwirbelbildung bis zur Ausbildung wirklicher, wenn auch noch embryonale Structur aufweisender Muskelfasern nicht als absolut beweisend für das ursprüngliche Vorhandensein gerade so vieler Somite an, als beobachtbare, ganz von einander getrennte Urwirbel oder Somite resp. Somiten gleichgesetzte vordere Kopfhöhlen in die Erscheinung treten. Mit anderen Worten: ich bin davon überzeugt, dass Somitenverschmelzung in reichem Maße im Kopfe der Selachierembryonen Platz greift, und dass die van Wijhe'sche Regel, der zufolge die Länge der Somite vom Schwanz, wo die Somite am kürzesten sind, nach dem Kopfe zu allmählich zunähme, so dass das Mandibularsomit am längsten sei, nicht zutreffe, weil eben im Kopfe und ganz besonders im Mandibularsomit in ausgedehntem Maße diese Verschmelzung stattfindet. Ich habe diese Auffassung in dem Schlusscapitel der vorigen Studie auf pag. 108 ff. ausführlich begründet und dabei besonderen Nachdruck darauf gelegt, dass die ganze Gleichstellung der III. Kopfhöhle, der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle mit je einem Somit im Wesentlichen auf schematischen, den auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Thatsachen angepassten Argumenten ruhe, die einer eingehenden, auf ontogenetischer Forschung beruhenden Kritik nicht Stand hielten. Und da, wenn ein altes Gebäude einem neuen Platz machen soll, zunächst das alte abgetragen werden muß, so will ich jetzt daran gehen, gestützt auf die in den vorliegenden beiden Studien dargelegten und auf eine Reihe anderer, noch nicht mitgetheilter Forschungen, so weit als nöthig das alte Mauerwerk einzureißen.

Die VAN WIJHE-NEAL'sche Kopfauffassung machte es nothwendig, in jedem der drei von ihnen angenommenen, vorderen Kopfsomite einen, den Myotommuskeln der Occipital- und Rumpfgegend gleich gearteten Muskel zu suchen, welcher wie diese von ventralen Wurzeln aus innervirt würde. So ward der Rectus externus zum Myotommuskel der III. Kopfhöhle, der Obliquus superior zu dem der Mandibularhöhle gemacht, während betreffs der übrigen Augenmuskeln eine fortdauernde Unsicherheit bestehen blieb, ob sie als Repräsentanten von Myotom- oder Seitenplattenmuskeln anzusehen seien. Dem Rectus externus gehörte der Abducens als ventrale Wurzel an, zur ventralen Wurzel des Myotommuskels der Mandibularhöhle wurde per fas et nefas der Trochlearis gepresst, und der Oculomotorius stellte den Beweis dafür her, dass die übrigen Augenmuskeln zu einem Somit und zwar dem dorsalen Abschnitt eines Somits, das keine ventralen Seitenplattentheile besäße, gehörten. Auf diese Construction läuft schließlich die Überzeugung hinaus, dass damit die dauernde Lösung des »Kopfproblems« gegeben sei.

Ich habe bereits in der 21. Studie nachdrücklich an dem Glauben gerüttelt, dass der M. rectus externus ausschließlich der III. Kopfhöhle entstamme, und habe in der 23. Studie für fast alle darin behandelten Selachier den Beweis geliefert, dass er zu großem Theile aus Abschnitten der Mandibularhöhle hergestellt werde. Am deutlichsten ließ sich das bei den Embryonen von *Torpedo* und *Scyllium* nachweisen, bei denen man den vordersten, dem sich formenden Augapfel dicht angelagerten Theil des Rectus externus schon zu einer Zeit unterscheiden kann, in der eine Trennung des nach oben, vorn und außen gerichteten Fortsatzes, aus welchem der Obliquus superior hervorgeht, vom Körper der gesammten Mandibularhöhle noch gar nicht stattgefunden hat. Um diese Zeit ist also der frontalst gelegene Abschnitt der inneren proximalen Wandung der ganzen Mandibularhöhle als Stück des späteren M. rectus externus bereits zu erkennen, und es ist gar nicht schwer, in den weiteren Stadien sich zu vergewissern, dass dieses vorderste Stück der Mandibularhöhle in der That die Insertion des ganzen Muskels an dem Augapfel vermittelt. Wenn aber das vorderste Stück der Mandibularhöhlenwandung den Insertionspunkt des ganzen Muskels liefert, so muss nothwendiger Weise die übrige Partie der Wandung der Mandibularhöhle dazu beitragen, denjenigen Theil der Fasern des Muskels zu liefern, welcher zwischen diesem Insertionspunkt und dem Theil gelegen ist, welcher caudalwärts von dem Ganglion Gasseri sich

bildet und somit in der That zum größeren Theil aus Elementen der III. Kopfhöhle sich aufbaut. Und man kann sehr genau controlliren, dass dies wirklich der Fall ist: denn man sieht die Fasern des vorderen Theils des Rectus externus aus der hinteren Wandung der Mandibularhöhle entstehen und sogar bis an und um das G. Gasseri herumgehen, wo sie sich dann an die Fasern anschließen, welche von hinten caudalwärts her nach vorn zu wachsen, so dass das G. Gasseri um diese Zeit die Grenze zwischen den Muskelfasern der III. Kopfhöhle und denen der Mandibularhöhle bildet, welche also beide zum Aufbau des Gesammtmuskels zusammenwirken.

Innervirt werden beide Theile dieses Muskels durch Fasern des Abducens, die weit nach vorn vorwandern.

Was wird nun aus der Auffassung, dass der Rectus externus der Myotommuskel der III. Kopfhöhle, der Obliquus superior aber der der Mandibularhöhle sei? Entweder die Mandibularhöhle hat zwei Myotommuskeln — und dann müsste erst festgestellt werden, welchem von beiden der typische Charakter zukäme — oder die III. Kopfhöhle hat eine Invasion in das Gebiet der Mandibularhöhle vorgenommen, wobei sie den eigentlichen Myotommuskel, d. h. den Obliquus superior ganz aus seiner typischen Lage verdrängt und sich selbst an seine Stelle gesetzt hätte. Etwas Ähnliches hat man früher auch offenbar angenommen, um begreiflich erscheinen zu lassen, dass ein Muskel, dessen Ursprungsstätte die III. Kopfhöhle sein sollte, deren vorderstes Ende noch hinter dem G. Gasseri gelegen ist, doch dazu gelangt, seine Insertion am äußeren Rande des Bulbus oculi zu finden. Um zu dieser Insertion zu gelangen, musste entweder die III. Kopfhöhle sich weit nach vorn verschieben, oder der Bulbus sich nach hinten beugen, oder beides zugleich geschehen. Untersucht man auf mittleren Stadien von ca. 20—30 mm Länge Selachierembryonen auf die Beschaffenheit des Rectus externus, so wird man fast immer finden, dass dieser Muskel in seiner Mitte einen Winkel macht, so dass die Fasern des vorderen Theils meist quer auf die Sagittalebene des Embryos gerichtet sind, die hinteren aber derselben mehr oder weniger parallel laufen. In der weiteren Entwicklung verkürzt sich die hintere Partie immer mehr, bis beinahe die Gesammtheit der Fasern nach der Seite, d. h. von innen nach außen gerichtet erscheint. Es lässt sich hieraus entnehmen, dass der wesentlichste Abschnitt des Rectus externus derjenige ist, welcher sich aus den Bestandtheilen der Mandibularhöhle aufbaut, und dass die Quote, welche die III. Kopfhöhle dazu liefert, sich im

Laufe der Ausgestaltung des Muskels immer mehr verringert. In der That kann man die Abnahme der hinteren, aus der III. Kopfhöhle resultirenden Theile des Muskels direct beobachten und sich überzeugen, dass diejenigen Abschnitte der III. Kopfhöhle bei *Torpedo*, welchen der Hyoidschlauch als Seitenplatte anfänglich zugehört, bei der Umwandlung in Muskelfasern schon von vorn herein den Kürzeren ziehen und, je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so mehr ausgeschaltet werden, so dass die vordere Abtheilung, welche ursprünglich mit dem Mandibularschlauch in genetischen Beziehungen steht, an der Muskelbildung vorwiegenden Antheil nimmt und behält. Diese Erscheinung hat auch nichts Auffallendes; im Gegentheil: hat man sich mal erst von dem Vorurtheil befreit, als könne der Rectus externus nicht Myotommusculatur der Mandibularhöhle enthalten, weil er das Myotom der III. Kopfhöhle sei, der Obliquus superior aber der der Mandibularhöhle, so gewinnt eine andere Vorstellung Raum, die sich mit den übrigen Erscheinungen der Vorderkopfentwicklung viel besser abfindet: dass der Rectus externus der letzte Rest der von der Occipitalmusculatur ausgehenden, bis in die Prämandibularhöhle hineinreichenden Körpermusculatur sei, der durch die allmählich fortschreitende Schädelbildung überflüssig geworden und nur durch seine secundär erlangte Beziehung zum Auge, in dessen Nachbarschaft die vorderen Theile dieser Myotommusculatur Insertion gefunden, vor dem völligen Untergange bewahrt geblieben sei. Dann begreift sich, dass diejenigen Myotome, welche dem Auge zunächst lagen, also nebensächlich auch für seine Bewegung sorgen konnten, erhalten blieben und sogar eine specifische Ausbildung erfuhren, dass aber alle übrigen entbehrlich wurden und nun schon im Embryo, die einen früher, die anderen später, ihre Rückbildung antraten. So gehen also das VAN WIJHE'sche IV. und V. Somit sofort zu Grunde und bilden nur noch Mesenchym, auch die vordersten Occipitalsomite nehmen, wenn auch graduell verschieden, an diesem Rückbildungsprocess Theil; weiter nach vorn zu aber erleidet das VAN WIJHE'sche III. Somit eine von seinem hinteren Abschnitt anfangende, bis an seine vordere Partie sich ausdehnende Reduction seiner eigentlichen Myotomnatur. Es ist das also nicht auffallend, sondern nur ein Theil einer sehr begreiflichen, in innerem Zusammenhang stehenden Gesammterscheinung.

Auffallend an dieser ganzen Geschichte ist nur Eines: die Innervation des Rectus externus in seiner ganzen Länge und Dauer durch den N. abducens. Es muss auffallen, dass die Ursprungs-

localität dieses Nerven so weit rückwärts liegt, und es muss zugleich auffallen, dass derjenige Theil des Rectus externus, welcher aus den Myotomen der Mandibularhöhle resultirt, nicht entweder einen eigenen, zwischen Abducens und Oculomotorius entspringenden Nerven besitzt oder von Zweigen des letzteren innervirt wird. Aber schon in der 18. und 21. Studie habe ich auf den Umstand hingewiesen, dass ein rücklaufender Ast des Abducens bei *Heptanchus* bis in die Occipitalmyotome gefunden wird. Auf diese merkwürdige Erscheinung hatten schon Miss Platt und Neal in ihren Untersuchungen über die Entwicklung des Abducens bei *Acanthias* hingewiesen, wo freilich dieser rücklaufende Ast bei Weitem nicht die Ausdehnung erkennen lässt, die er bei einem Embryo von *Heptanchus* besitzt. Neal hat schon die Consequenz dieser Erscheinung gezogen und sieht im Abducens den ventralen Nerven nicht nur für die III. Kopfhöhle, sondern auch für das andere, dahinter liegende, aber nunmehr außer Function getretene Somit. Neal stellt sich vor, da die Ursprungskerne des Abducens sich in dem Encephalomer VII befinden und doch einen Muskel innerviren, der ursprünglich zu dem IV. Encephalomer gehöre, »that the ventral root of a post-otic somite has been substituted for the pre-otic ventral nerve, which once innervated somite III«. Diese Vorstellung hat sehr viel für sich und deckt sich mit der von mir festgehaltenen, dass ursprünglich für all die Urwirbel des Vorderkopfes, welche bis zu und in der Prämandibularhöhle vorhanden waren, eigene ventrale Nerven bestanden haben müssen, die aber successive in ihren peripherischen Theilen verschmolzen, in ihren Wurzeln aber ausfielen, je nachdem die Bedeutung und Functionirung der von ihnen von Hause aus versorgten Muskulatur durch den Concentrations- und Solidificationsprocess des Schädels verringert ward. Dass sowohl vor wie hinter der Abducenswurzel andere ventrale Wurzeln ausgefallen sind, ist eine Annahme, die zwar durch keine directe Beobachtung erhärtet wird, die aber in der Unregelmäßigkeit, mit der die ventralen Wurzeln der vorderen Occipitalsomite auftreten (vgl. 18. Studie!), vollkommene Analogie findet. Und da bis zu den vorderen Occipitalmetameren die Reduction aller dieser, einer früheren größeren Beweglichkeit dienenden Muskeln zurückgreift und dort noch in schwankenden Dimensionen auftritt, so hat es durchaus nichts Widersinniges, zu glauben, dass in früheren Perioden ähnliche Reductionen vor den Occipitalmetameren in ähnlich schwankenden Verhältnissen bestanden, und dass die Ungleichheit in der Zahl der Wurzelstränge des Abducens

und die weit auslaufende, nach vorwärts bis zur Mandibularhöhle und nach rückwärts bis zum M. subspinalis reichende peripherische Verbreitung des Abducens Zeugnis davon ablegen, derselbe sei nur der Rest eines metamerisch vollständigen Systems ventraler Nerven, die zu den früher hier bestanden habenden Myotommuskeln gehörten, nicht aber der von Anfang an einheitlich angelegte, dem einheitlich aufgefassten Rectus externus zugehörige ventrale Nerv, wie es die vergleichende Anatomie lehrte.

Wenn nun aber auch durch den Nachweis, dass ein bestimmter Abschnitt der inneren Wandung der Mandibularhöhle in ihrer ganzen caudal-frontalen Länge in die Bildung des M. rectus externus aufgeht und unter die Innervation des Abducens geräth, die bisherige Tradition beseitigt wird, der zufolge dieser Muskel und dieser Nerv nur die Repräsentanten des III. Somites seien, so ist damit doch noch nicht bewiesen, dass sowohl die Mandibularhöhle, als auch die III. Kopfhöhle VAN WIJHE's jede mehrere Ursomite in sich vereinigen. Das übliche, von VAN WIJHE bis KOLTZOFF geltende Schema ist zwar zerbrochen, aber für die von mir festgehaltene Auffassung der Polymerie beider Kopfhöhlen ist noch kein ausschlaggebendes Argument beigebracht.

Freilich, wer in dem Obliquus superior einen Myotommuskel der Mandibularhöhle erblickt, der wird schwerlich umhin können, sobald er sich von dem factischen Ursprung des vorderen Theils des Rectus externus aus Wandungszellen der Mandibularhöhle überzeugt hat, zuzugeben, dass wenigstens zwei Myotommuskeln derselben angehören — und wenn er den Abducens als den ventralen Nerv auch dieses vorderen Theils des Rectus externus, somit der Mandibularhöhle, anerkennen muss, so wird er den Trochlearis, den Nerven des Obliquus superior, als einen zweiten »ventralen« Nerven der Mandibularhöhle hinnehmen müssen. Mit der primitiven »Einheitlichkeit« der Mandibularhöhle als Repräsentant eines Somites resp. Metameres kommt er also auf jeden Fall in beträchtliche Schwierigkeiten. Um so mehr aber wird er sich vielleicht weigern, auch in der III. Kopfhöhle ein aus mehreren Urwirbeln componirtes Gebilde anzuerkennen. Einem solchen Widerspruch gegenüber beziehe ich mich auf meine Darstellung des Kopfmesoderms und seiner Entwicklung bei *Torpedo marmorata* und *ocellata*, wo von Hause aus eine beträchtliche Zahl kleinerer Urwirbel unterschieden werden können, und auf die Erörterungen im letzten Abschnitt der vorhergehenden Studie.

Diejenigen Autoren, welche, außer mir, ihre besondere Aufmerksamkeit den Verhältnissen der *Torpedo*-Entwicklung zugewendet haben, sind Severtzoff und Froriep. Auf beider Arbeiten habe ich schon früher Bezug genommen: auf die von Severtzoff in den Studien 18—21, auf Froriep's in der 22. Studie. Wie Killian hatte auch Severtzoff meine in der 15. Studie gegebene Auffassung des Vorderkopfmesoderms von *Torpedo* berichtigt, zugleich aber auch seinerseits eine andre Auffassung desselben gegeben, die zwar auch von dem van Wijhe'schen Schema abwich, aber eine vermittelnde Linie einhielt. Mein in der 15. Studie gemachter Fehler erleichterte es allen Denen, welche aus diesem oder jenem Grunde der Annahme einer Vielzahl der Vorderkopfsomite feindlich waren, auch die übrigen in jener Studie gemachten Angaben bei Seite zu setzen oder meine spätere Anerkennung des gemachten Fehlers zugleich als eine Desavouirung eben dieser sonstigen Angaben hinzustellen.

Ich denke, durch die 18.—21. Studie und durch die beiden hier gebotenen Zusammenstellungen über Mandibular- und Prämandibularhöhlen hinreichende Klarheit gebracht zu haben, wie weit ich meine früheren Angaben aufrecht halte und wie weit ich sie durch erneute und erweiterte Beobachtungen corrigire und ersetze. Es ergiebt sich daraus aber auch, dass ich mit den Auffassungen Severtzoff's, sowohl was die thatsächliche Grundlage der Beobachtungen als auch ihre Deutung angeht, nicht übereinstimme.

Freilich steht Severtzoff betreffs der Auffassung der van Wijhe-schen III. Kopfhöhle schon auf einem vermittelnden Standpunkte, indem er sie aus zwei Urwirbeln zusammengesetzt sein lässt. Principiell ist auch damit wieder das Schema zerbrochen, welches nur ein Somit als III. Kopfhöhle zuließ. Denn, falls die als Blase eine Einheit vorstellende III. Kopfhöhle der Squaliden doch durch Verschmelzung zweier Somite entstanden angenommen werden muss — welche Schranke bleibt dann gegenüber der Vermuthung, dass auch die, um Vieles größere Mandibularhöhle gleichfalls durch Verschmelzung einer noch größeren Zahl entstanden zu denken sei? Nun ergeben meine, an einem noch sehr viel ausgedehnteren Material, als Severtzoff zu Gebot stand, angestellten Beobachtungen über erste Anlage und spätere Entwicklung des Rectus externus bei *T. ocellata* und *marmorata*, dass seine hintere Hälfte von Hause aus drei Urwirbeln entspricht, und dass sie bei der weiteren Entwicklung als gesonderte, unregelmäßig geformte, kleine blasenförmige Körper auftreten (Taf. 2 Fig. 10, 16—18), deren Sonderung noch auf ihre ur-

sprüngliche Individualität als Urwirbel zurückschließen lässt. Wenn Severtzoff nur von zwei, in die III. Kopfhöhle aufgegangenen Somiten oder Urwirbeln wissen will, so darf man immerhin nicht außer Auge lassen, dass seine Schätzung doch nicht ganz unbeeinflusst von subjectiven Elementen geblieben ist und bleiben konnte. So klar bestimmt und von einander getrennt wie die Kügelchen einer Perlenkette sind natürlich die Urwirbel nirgends, auch nicht einmal am Rumpf: am Kopf und am Vorderkopf aber sind sie es um so weniger, als neben vielfältigen anderen Gründen eine besondere einschränkende Bedeutung derjenige Process auszuüben scheint, den man kurzweg die Hirn- und Kopfbeuge nennt, dessen eigentliche Bedeutung aber wohl noch nicht erschöpfend aufgefasst und dargestellt worden ist. Will man über die ursprünglichen Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms Aufschlüsse möglichst directer Art haben, so muss man entweder auf Sagittalschnitte von Embryonen zurückgreifen, in denen noch gar kein Anfang zur Hirn- und Kopfbeuge gemacht ist, oder man muss den allmählich vor sich gehenden Verlauf dieses Proeesses ins Auge fassen und auf die Veränderungen achten, welchen das Kopfmesoderm während desselben ausgesetzt ist. Man wird dann finden, dass Andeutungen zahlreicherer Einkerbungen des dorsalen Randes der Mandibularpartie des Kopfmesoderms bestehen, zwischen denen leichte Wölbungen sich finden; vergleicht man diese Einkerbungen und diese Wölbungen mit den weiter caudalwärts liegenden, bereits sichtlich individualisirten Urwirbeln, so wird es nicht schwer sein, in den Wölbungen die letzten Andeutungen ähnlicher Abschnitte, in den Einkerbungen aber die letzten Reste ihrer früheren Trennung zu gewahren, zumal da die Distanz dieser Einkerbungen von einander und die Länge dieser Wölbungen gerade mit der Größe der eigentlichen Urwirbel am Rumpf- und Hinterkopf harmoniren. Dass eine Somitverschmelzung principiell nicht in Abrede gestellt werden kann, glaube ich durch meine ausführlichen Angaben und Darstellungen der Verhältnisse der Occipitalgegend in der 18. und 21. Studie bewiesen zu haben: die Motive einer solchen Verschmelzung wurden gefunden in der zunehmenden Concentration und Solidification der hinteren Schädelgegend, welche das Bestehen separater Beweglichkeit der ursprünglich vorhandenen Myotome überflüssig macht, somit auch ihre embryonale Recapitulation allmählich aufhebt. Gerade in diesem Sachverhalt sah ich auch einen entscheidenden Gegengrund gegen die Annahme von einer principiell festzuhaltenden

Größenzunahme der Somite vom Rumpf her gegen den Kopf: was sollten größere Somite und Myotome bedeuten, wo es sich doch nur darum handelt, schon im Embryo ihre Auflösung zu Mesenchym zu constatiren? Ganz im Gegentheil hielt ich die Herstellung dieser anscheinend größeren Urwirbel für ein erstes Anzeichen ihrer Rückbildung, d. h. der Verschmelzung einer ursprünglich größeren Zahl, die, je weiter vorn am Kopf sie gelegen, um so weniger Aussicht für gesondertes Bestehen und gesonderte Muskelcontraction hatten. Und hiermit im Einklang stand die auch von allen übrigen Autoren bestätigte Auflösung der IV.—VI. VAN WIJHE'schen Somite, die sicherlich einstmals als getrennte Urwirbel bestanden und getrennte Muskeln gebildet hatten: dass sie zu Grunde gingen und schon im Embryo nicht mehr dazu gelangen, Muskelfasern anzulegen, bedeutet nur einen weiteren Schritt auf der Bahn, die mit der Verschmelzung betreten war; und wenn wir nun sehen, dass auch die hinteren, im III. Kopfsomit VAN WIJHE's enthaltenen primitiven Urwirbel während der definitiven Ausgestaltung des Rectus externus schon in frühen Embryonalstadien an dieser Auflösung participiren, so kann das nicht weiter Wunder nehmen: es ist die Consequenz derselben durchgreifenden Ursache und würde wahrscheinlich nach vorn bis an das äußerste Somit der Mandibulargegend weiter gewirkt haben, hätte sich nicht in der Beweglichkeit des Bulbus — die freilich auch nur secundär und allmählich sich ausbildete — ein Motiv gefunden, welches die vorderen Myotome dieser ganzen Reihe vor völligem Zugrundegehen bewahrte, wenn auch ihre uranfängliche Erscheinung sich so sehr veränderte, dass es heute nur wenig Morphologen geben wird, die ohne ein gelindes Erstaunen das Resultat dieser morphologisch-phylogenetischen Untersuchungen hinnehmen dürften: der M. rectus externus oculi repräsentire 5—7 Myotome, welche in bereits concentrirter Anlage in den VAN WIJHE'schen III.—II. Somiten enthalten seien.

SEVERTZOFF, dessen Beobachtungs- und Deutungsresultate auch noch kürzlich von KOLTZOFF in seiner inhalt- und gedankenreichen Arbeit über *Ammocoetes* als Appellinstanz gegen meine polymerischen Tendenzen verwendet werden, steht nun aber, was die Deutung der Mandibularhöhle betrifft, auf einem von dem meinigen sehr abweichenden Standpunkt, in so fern er der Mandibularhöhle überhaupt jeden Antheil an Myotommuskulatur abspricht und in allen ihren Muskelproducten nur viscerale Elemente anerkennen will. Zu diesen Consequenzen ist SEVERTZOFF getrieben durch denselben

Beobachtungsfehler, welcher schon von all seinen Vorgängern bis hinauf zu Marshall gemacht worden ist, und der nur in gewisser, aber nicht ausreichender Weise von Miss Platt vermieden ward: in dem Übersehen der eben erörterten fundamental wichtigen Thatsache, dass der Rectus externus der Myotommuskel all der in der Mandibularhöhle verschmolzenen Urwirbel ist. Dass Miss Platt allein von allen früheren Untersuchern den wirklichen Thatbestand erkannt, aber nicht in seiner vollen Bedeutung gewürdigt und desshalb auch leider in unzureichender Weise dargestellt hat, habe ich schon in der 21. Studie (l. c. pag. 208) anerkannt[1]: wäre dieser Fehler nicht so

[1] Die Darstellung, welche Miss Platt von der Entwicklung der drei vorderen Kopfhöhlen von *Acanthias* giebt, ist in der That keine glückliche gewesen. Die Abbildungen sind zwar Reconstructionen, aber als solche so wenig plastisch und durch so viel Umrisse und Grenzlinien nur angedeuteter Körpertheile durchzogen, dass es selbst einem in diesen Verhältnissen wohlbewanderten Auge schwer fällt, die Linien und Umrisse durch plastische Einbildungskraft zu ergänzen. Nun kommt aber noch hinzu, dass die Buchstabenbezeichnung mehrfach fehler- oder mangelhaft ist, wie z. B. auf Taf. VI Sec. 10 die Buchstabenbezeichnung »*mus 2*« fehlt, auf welche im Text, pag. 84, verwiesen wird, während nur »*mus e*« sich an einer Stelle findet, welche offenbar den von der Mandibularhöhle gebildeten Theil des Rectus externus bezeichnen soll, so wenig plastisch die ganze Abbildung auch ist. Von diesem Muskel heißt es auf pag. 85: »... the muscle *mus e* has become greatly enlarged; it continues the line of the external rectus muscle which is now forming from the walls of the third cavity. These two muscles are so intimately connected that for some time I believed the mandibular cavity to take part with the third in the formation of the external rectus muscle.« Dann beschreibt Miss Platt die Veränderungen, welche von dem Stadium von 16 mm bis zu dem von 22 mm sich zutragen. Dabei heißt es auf pag. 86: »... the visceral part of the mandibular cavity has now become entirely severed from the remainder of the cavity ... The dorsal part of the cavity is now represented by a solid mass of cells, forming anteriorly the superior oblique muscle, posterior the muscle marked *mus e*. The connection between these two muscles has been almost obliterated in the region where the ramus ophthalmicus profundus trigemini crosses the mandibular cavity in passing from the Gasserian ganglion, which is situated lateral to the cavity. The third head cavity has become completely filled by muscle cells that have migrated to the centre of the cavity from its inner wall, as shown in sec. 5. Pl. V. This section also shows the peculiar relation existing between the external rectus muscle, now forming in the third head cavity and the mandibular muscle *mus. e*. If this cross-section be compared with a similar section through an older embryo, represented in sec. 6 it will be seen that were the cells of the mandibular muscle *mus e*, to fuse with those of the third head cavity (ext. rect.) at the stage represented by sec. 5 the resulting muscle would closely resemble in shape the external rectus of sec. 6. I am convinced, however, that such a fusion does not take place, for the limiting wall of the third head cavity can be traced until the

allgemein gemacht worden, wir hätten schon längst einen Ausweg aus dem Labyrinth der Deutungen gefunden, die ohne diese Erkenntnis nothwendiger Weise unvollständig und widerspruchsvoll ausfallen mussten.

---

muscle here formed comes to occupy the entire place once occupied by the cells of the two muscles. The cells of the mandibular muscle gradually yield their place to those of the third head cavity and are ultimately lost in general mesoderm.«

Ich bin leider nicht im Besitz einer hinreichenden Zahl von *Acanthias*-Embryonen, um diese Darstellung Schritt für Schritt controlliren zu können, aber ich kann mich auf die Verhältnisse anderer Selachier-Embryonen beziehen und glaube, für dieselben den letzten Theil der Angaben von Miss Platt in Abrede stellen zu können. Wenn man z. B. Horizontalschnitte von *Scyllium canicula* von 13 mm Länge prüft, so sieht man ziemlich deutlich auf mittlerer Höhe der noch beträchtlich blasenförmigen Mandibularhöhle an ihrer inneren Wandung die lebhaft vor sich gehende Bildung von Muskelfasern. Man kann diese Bildung bis an die vorderste Grenze der Mandibularhöhle verfolgen, wo die fingerförmige Ausstülpung oder Verlängerung des späteren Obliquus superior noch durchaus mit der Gesammtmandibularhöhle verbunden ist. Rückwärts kann man die Bildung dieser Muskelfasern bis an das hintere Ende der Mandibularhöhle eben so sicher verfolgen und dann bemerken, dass diese Fasern in gleicher Weise von der vordersten Kuppe der III. Kopfhöhle an sich in derselben finden. Die Bildung der Muskelfasern ist also gleichzeitig in beiden Kopfhöhlen. Dies ist an sich schon wesentlich für die Frage nach dem morphologisch-phylogenetischen Werth dieser Bildungen, denn selbst wenn die Muskelfasern der Mandibularhöhle an der dauernden Formation des Rectus externus keinen Antheil behielten, so wären sie doch von Anfang an da und müssten morphologisch begriffen und rubricirt werden — und da bliebe nichts übrig, als sie für Myotomfasern zu erklären. Aber bei *Scyllium* kann man sich mit der größten Sicherheit davon überzeugen, dass von einem Zugrundegehen des mandibularen Antheils des Rectus externus keine Rede ist, da man Schritt für Schritt die stärkere Verdickung der Masse und die Bildung der einzelnen Fasern innerhalb dieser Masse constatiren kann, während gleichzeitig die aus der III. Kopfhöhle stammenden Muskelfasern immer näher an die der Mandibularhöhle aufrücken und zugleich von hinten her sparsamer werden, bis schließlich die ganze Muskelmasse keinen Unterschied mehr darbietet.

Was Miss Platt bei *Acanthias* gesehen, vermag ich nicht zu beurtheilen: sie hat so viel Beobachtungsschärfe, dass gewiss irgend ein Umstand da sein wird, der ihre Darstellung erklärlich macht, zudem da auch Lamb (Tuft's College Studies No. 27 1902 pag. 285) in einer späteren, unter der Leitung von Kingsley hergestellten Arbeit ihre Angabe bestätigt und behauptet, dass Embryonen von 19 mm den mandibularen Rectus externus in seiner Maximalgestalt zeigten, dass er dann sich rückbilde und bei Embryonen von 26 mm kaum eine Spur mehr erhalten sei. Vergleiche ich die Bildung des Rectus externus von *Scyllium*, *Mustelus*, *Torpedo* mit einander, so ergeben sich allerdings eine Reihe von Verschiedenheiten: bei *Mustelus* ist die III. Kopfhöhle noch lange eine Blase, wenn die Mandibularhöhle sich schon beinahe aufgelöst hat, und ihr Antheil am Rectus

Wie ich aber durch meine thatsächliche Beobachtung der ursprünglichen Constitution der III. Kopfhöhle VAN WIJHE's bei *Torpedo* von SEVERTZOFF abweiche, in so fern ich drei Urwirbel in ihr erkenne, SEVERTZOFF nur zwei, so weiche ich noch mehr von demselben Autor ab, indem ich vier Urwirbel in der Mandibularhöhle annehme, welche, wie ich schon oben bemerkte, anfänglich als kleine partielle Wölbungen mit dazwischen liegenden Einkerbungen des oberen dorsalen Randes der Mandibularpartie des Mesoderms bei Embryonen angetroffen werden, in denen entweder noch keine oder nur geringe Spuren der Hirn- und Kopfbeuge zu sehen sind. Dass in der That hier die Andeutungen von verschmolzenen Urwirbeln vorhanden sind, scheinen auch Horizontalschnitte der Stadien von 3—4 mm Länge zu ergeben. Wie wir wissen, entstehen die Urwirbel durch Umwandlung derjenigen Zellen der Mesodermfalte, welche bei Embryonen von 1—2 mm Länge unmittelbar an den Chordaentoblast anstoßen, und so entstehen auch auf der ganzen Länge der späteren Mandibularhöhle aus diesen, dem Chordaentoblast anliegenden Zellen diejenigen Abschnitte, welche den Urwirbeln gleichzusetzen sind. Nun wäre es ja denkbar, dass diese Elemente zwar in den jüngsten Stadien angelegt würden, aber sehr bald einer Involution verfielen und zu keiner dauernden Bildung gelangten; aber die unmittelbare Beobachtung lehrt das Gegentheil: wir sehen den Urwirbelabschnitt der Mandibulargegend, wenn auch in sehr viel reducirterer Form, sich anlegen und ausbilden und können schließlich die aus ihm hervorgehenden Muskelfasern in ihrer allmählichen Entfaltung bis in den vorderen Theil des Rectus externus hinein verfolgen. Dass dies nicht so leicht und bequem geschehen kann, wie man die Umwandlung eines Occipital- oder Rumpfurwirbels in den entsprechenden, von einem ventralen Nerven versorgten Abschnitt der Körpermuskulatur verfolgen kann, ist allerdings richtig. Prüft man aber Horizontalschnitte von 3—4 mm, z. B. der *Acanthias*-Embryonen, so wird man finden, dass auf der ganzen Länge der Mandibularhöhle deren innere, der Chorda zugekehrte Wandung eine

externus als dicker Wulst neben und vor dem letzten Verbindungsstück zwischen Obliquus superior und der Adductor-Gruppe besteht. Bei *Torpedo* ist die Mandibularpartie des Rectus externus als Rest der ganzen Höhle unter dem Verbindungsbogen zwischen G. Gasseri und G. ciliare zu sehen, während der Antheil der III. Kopfhöhle weit nach rückwärts geht — aber vom Zugrundegehen der Mandibularpartie ist nirgends etwas zu sehen, bei allen dreien wird sie der vordere Theil des gesammten Muskels.

unregelmäßige Beziehung eben zu der Chorda hat, in so fern diese innere Wandung in Intervallen mal näher, mal weiter von der Chorda abrückt, gerade als ob Auswüchse derselben näher mit der Chorda in Zusammenhang blieben, als die dazwischen liegenden Partien. Und da dieser Zusammenhang mit der Chorda nachher auch in der Prämandibularmasse besteht und dort die beiden als Urwirbel gedeuteten Theile der Zwischenplatte herstellt, so glaube ich in diesen Auswüchsen der Mandibularhöhlenwandung auch die letzten Andeutungen ihrer ursprünglichen Zusammensetzung aus einer Mehrzahl von Urwirbeln erblicken zu dürfen — eine Auffassung, die mit der andern, aus den kleinen Wölbungen und Einkerbungen ihres dorsalen Randes bei *Torpedo* und *Raja* hergenommenen coincidiren würde.

Hätten wir aber auch diese beiden Anhaltspunkte für eine polymere Auffassung der Mandibularhöhle nicht, so müsste uns doch der Größenunterschied zwischen ihr und den Rumpfmetameren argwöhnisch machen, dass es sich bei ihr um absonderliche Zustände handle. Und in der That haben fast alle Autoren so oder so sich mit diesem Größenunterschied abfinden müssen. Wie wenig befriedigend dies indess ausgefallen ist, erweist besonders die letzte Discussion dieser Frage, welche Koltzoff vorgenommen hat, und die sich über 7 Seiten seiner Abhandlung ausdehnt. Eröffnet wird diese Discussion mit der Erklärung (pag. 352): »Was die somitale Bedeutung des zweiten Somits anbetrifft, so kann ich die Meinung Dohrn's und Killian's mit Stillschweigen übergehen, nach welcher die Mandibularhöhle bei den Rochen nicht einem, sondern mehreren Somiten angehört; ihre Beobachtungen sind von Severtzoff vollkommen widerlegt worden.« Ich brauche nicht zu wiederholen, dass, was Severtzoff widerlegt hat, nur Bezug auf die ventralen Theile der Mandibularhöhle hat, die ich irrthümlicher Weise für Urwirbel ansah: die eigentliche Polymerie der Mandibularhöhle, wie ich sie schon 1890 annahm, wird durch diese Berichtigung nicht betroffen. Ganz im Gegentheil bedarf die Severtzoff'sche Darstellung einer solchen, da — wie auch Koltzoff gegen ihn geltend macht — Severtzoff überhaupt keine dorsale Muskulatur in der Mandibularhöhle aufzufinden wusste, vielmehr alle ihre Producte, auch den Obliquus superior, für visceral erklärt. In der hiergegen gerichteten Debatte sagt Koltzoff u. A. (pag. 352 ff.): »in frühen Entwicklungsstadien nimmt das zweite Somit beim Neunauge und bei den Selachiern mehr Raum längs der Chorda ein, als die darauf folgenden Somite. Weiter oben pag. 289 ff. habe ich mich auch bei

diesem Factum aufgehalten und habe eine ganze Reihe von Ursachen angeführt, welche eine solche beträchtliche Länge des zweiten Somites bedingen können.« Liest man freilich diese Seite 289 nach, so findet man wohl verschiedene Betrachtungen über die Dimensionen und Proportionen der Somite, besonders der vorderen, aber keine einzige, die auch nur eine Andeutung ursächlicher Beziehungen gewährte. Die größere Zahl von Zellen resp. Kernen in einzelnen der Somite lässt sich besser begreifen, wenn man einen Verschmelzungsprocess voraussetzt, als wenn man sie auf die unfertigere Entwicklung des II. gegenüber dem III. Somit schiebt. Was die Gestalt an sich betrifft, so ist begreiflich, dass der längere Zusammenhang des II. Somits mit dem Entoderm einen Einfluss ausübt, aber die Länge wird davon nicht beeinflusst — und dies um so weniger, als das Prämandibularsomit noch länger mit dem Entoderm zusammenhängt und doch bei Weitem kleiner ist, als das zweite. Auf pag. 353 heißt es dann bei Koltzoff: »Im Allgemeinen ist die relative Größe der embryologischen Anlagen jeder Art von Gebilden eine sehr veränderliche, und auf dieses Merkmal kann man keine[?] Schlüsse bauen, besonders in dem Fall, wo ein gegebenes Gebilde vom ursprünglichen Typus bedeutend abgewichen ist. Für das zweite Somit aber ist eine solche Abweichung unzweifelhaft, da einerseits das Somit selbst in Folge der Anpassung seines Myotoms an seine eigenthümliche Function bedeutend reducirt und modificirt ist; andererseits ist der ihm entsprechende ventrale Abschnitt des Mesoderms, der Mandibularbogen, beträchtlich entwickelt und in hohem Grade differenzirt, besonders beim Neunauge: hier muss man noch den Umstand erwähnen, dass die Sonderung des zweiten Somits bei der Entwicklung bedeutend verzögert ist, und dass vor ihm ein noch mehr reducirtes Somit liegt. Alle diese Umstände genügen[??] vollkommen, um einige Eigenthümlichkeiten in der Form und in der Größe bei der Entstehung des zweiten Somits zu erklären: man könnte eher sich darüber wundern, dass diese Eigenthümlichkeiten keine größeren Dimensionen erreichen.«

Ich finde meinerseits, dass diese gesammten Betrachtungen recht wenig Bezug auf ursächlichen Zusammenhang mit der ursprünglichen Größe des zweiten Somits haben. Das wird noch um Vieles deutlicher, wenn wir uns von den Cyclostomen ab- und den Selachiern zuwenden. Bei den Selachiern finden wir die dorsale Partie der Mandibularhöhle in den jüngsten Stadien in recht ansehnlicher, weit ausgedehnter Länge neben der Chorda liegen, die ventralen Theile

dagegen geringfügiger. Allmählich verschiebt sich dies Verhältnis: aus den dorsalen, also den myotomartigen Theilen, geht — wie ich das jetzt bewiesen zu haben glaube — ein Theil des verhältnismäßig immer nur unbedeutenden M. rectus externus oculi hervor, aus den ventralen aber die gewaltige Kaumuskulatur. Was hat nun, frage ich, der große Umfang des dorsalen Theils der Mandibularhöhle mit der »eigenthümlichen Function« des Rectus externus zu thun? Wie kann diese »Eigenthümlichkeit« irgend etwas »Erklärendes« für den ursprünglichen Umfang der Mandibularhöhle besitzen? Koltzoff lässt das Somit »in Folge von Anpassung an seine eigenthümliche Function bedeutend reducirt« sein — ja, würde umgekehrt geschlossen: weil das Somit reducirt worden ist, so wird es schon von Hause aus kleiner angelegt, so ließe sich das hören! Denn wenn Etwas aus etwas Anderem reducirt worden ist, so muss dies Andere vorher größeren Umfang besessen haben, die Reduction kann doch nicht den ursprünglich größeren Umfang erklären! Welche Function besaß es denn, ehe es reducirt ward? Dies wäre die geeignete Frage gewesen, durch deren Beantwortung Koltzoff die Größenverhältnisse der Mandibularhöhle einigermaßen hätte erklären können.

Nun wissen wir aber, dass beide, Koltzoff ebenso wie Severtzoff, den eigentlichen Myotomtheil der Mandibularhöhle nicht gekannt haben: Severtzoff sucht zu erweisen, dass die Mandibularhöhle überhaupt keine Myotommuskulatur, sondern nur viscerale Muskeln producire, zu denen er, abweichend von van Wijhe und Neal, auch den Obliquus superior zählt, während Koltzoff wiederum die herkömmliche Auffassung, der Obliquus superior sei der Myotommuskel des II. Somites, gegenüber Severtzoff aufrecht zu halten bemüht ist; als Corollar dazu gesellt sich dann die dogmatische Versicherung, der Trochlearis sei trotz seines »ultradorsalen« Ursprungs ein richtiger ventraler Spinalnerv, während Severtzoff ihn für einen Seitenhornnerven hält. Dass ferner der Obliquus superior aus den vordersten seitlichen Theilen der Mandibularhöhle, also nur aus einem beschränkten Theil des Gesammtgebildes hervorgeht, müssen auch Severtzoff wie Koltzoff und alle übrigen Autoren zugeben, wozu es dann aber einer so großen Anlage bedarf, wie es der dorsale Umfang der Mandibularhöhle in den Anfangsstadien doch zeigt, bleibt wiederum ein Räthsel. Kurz, drehen wir uns, wie wir wollen: mit den herkömmlichen Schematisirungen ist das morphologische Problem der Mandibularhöhle nicht zu bewältigen; es weicht erst, wenn wir die von mir und Killian schon vor 13 Jahren angebahnte,

durch die ausführliche, in den vorliegenden Studien gebotene Darstellung vervollständigte Hypothese anwenden, der zufolge in der Mandibularhöhle eine Mehrzahl (ca. vier) Somite verschmolzen sind. Ihre dorsale Muskulatur ist allerdings stark reduzirt: zusammen mit den ursprünglich drei Urwirbeln der III. Kopfhöhle sind die vier Urwirbel der Mandibularhöhle jetzt dazu bestimmt, den kleinen, unbedeutenden M. rectus externus oculi zu bilden — gewiss eine bescheidene physiologische Leistung, aber immerhin gegenwärtig die Causa efficiens, dass überhaupt von diesen 7 Myotomen noch functionirende Muskelfasern geliefert werden — wäre diese Beweglichkeit des Bulbus nicht gekommen, so wäre wahrscheinlich keine Spur von all diesen Myotomen mehr übrig geblieben, oder sie wären, ebenso wie die VAN WIJHE'schen Somite IV—VI, zwar angelegt aber sehr früh im Embryo schon in Mesenchym verwandelt worden.

In der ursprünglichen Vielzahl also und in der Verschmelzung dieser ursprünglich gewiss individuell selbständigen Somite sehe ich den zureichenden Grund für den Umfang der Mandibularhöhle in den frühesten Embryonalstadien. Diese ontogenetischen Stadien wiederholen uns ein phylogenetisches Stadium, in dem diese Myotome eben so selbständige Muskulatur bildeten, wie die Rumpf- und späteren Occipitalmyotome, denen sie wahrscheinlich gleich gestaltet waren und auch mit ihnen in gleicher Richtung neben der Chorda sich ausstreckten. Dabei besaßen sie wahrscheinlich auch ähnliche ventrale Theile; welcher Art freilich die Eingriffe und Umwandlungen gewesen sind, die schließlich zu so divergenter Ausgestaltung der Kopf- und Rumpfmuskulatur und der dazu gehörigen Cölomtheile geführt haben — das soll hier zunächst gänzlich unberührt bleiben, obschon es sich uns fast unvermeidlich aufdrängt bei Erörterung der morphologisch-phylogenetischen Bedeutung des M. obliquus superior — die jetzt vorgenommen werden soll.

Wie ich oben schon hervorhob, kann Denjenigen, welche fortfahren wollen, in der Mandibularhöhle nur ein Somit zu sehen, das Dilemma nicht erspart werden, was sie aus dem Obliquus superior machen wollen, wenn auch der Rectus externus als Myotommuskel der Mandibularhöhle anzusehen sei. Das Schema stempelt den Obliquus superior zum Myotommuskel des II. Somits, seinen zugehörigen Nerven, den Trochlearis, zu einem ventralen resp. Vorderhornnerven; wohin mit Rectus externus und dem ihn innervirenden Abducens? KOLTZOFF geräth bei der Beantwortung dieser Frage auf sehr ausführliche

Erwägungen, was man denn schließlich im Bereich des Kopfes ein Somit nennen dürfe, und schlägt die nachfolgende Definition vor (pag. 355): »Somit wird ein mehr oder weniger gesondertes Mesodermsegment genannt, aus dessen Wänden die sich bildenden Muskelfasern (oder die sich früher gebildet habenden) von den ventralen Wurzeln (den ventralen Nerven) innervirt werden oder wurden« — und dann wendet er diese Definition an und beweist damit, dass der Trochlearis ein ventraler Nerv sein müsse. Es ist sehr lehrreich, gerade diesen Zirkelschluss in den KOLTZOFF'schen Erörterungen genau zu verfolgen, weil aus ihnen auf das Klarste hervorgeht, wie die ganze bisherige Betrachtungsweise doch nur schematisch war und in letzter Instanz auf den Ergebnissen und Anschauungen der vergleichenden Anatomie beruhte, die sich freilich die zu lösende Aufgabe sehr erleichterte, indem sie ohne Weiteres die Annahme eines vorderen, nicht segmentirten Theiles des Kopfes decretirte. Wir werden weiter unten den letzten Ausläufer dieser Doctrinen in den FRORIEP'schen Versuchen, sie ontogenetisch nachzuweisen, kennen lernen und zurückzuweisen haben — aber dies Peccatum originis schleppt auch VAN WIJHE's Schema mit sich herum, so wenig es auch in der Zeit, als es erschien, von den Autoritäten der Schule mit Beifall aufgenommen ward.

KOLTZOFF, mit VAN WIJHE und NEAL einverstanden, hält daran fest, in dem Obliquus superior einen dorsalen Muskel — folglich einen Myotommuskel zu erblicken. SEVERTZOFF dagegen erklärt ihn für einen visceralen Muskel — der alte Gegensatz, der nun schon seit Jahrzehnten existirt. Nach KOLTZOFF's Definition eines Somits braucht man nun ja nur an den Nerven zu appelliren, um eine Entscheidung zu erhalten — sagt er doch auf pag. 355 kurzweg: »... das einzig genaue Merkmal liefert uns die Innervirung.« Was aber folgt über den Trochlearis? Zunächst sagt KOLTZOFF, die bedeutende Mehrzahl der Forscher hielten diesen selbständigen, ausschließlich motorischen Nerven für einen ventralen. Dann aber führt er die sehr begründeten Zweifel und Reserven SEVERTZOFF's an, der den Trochlearis in durchaus den Thatsachen entsprechender Weise mit der Ganglienleiste in Zusammenhang bringt; darauf citirt er, dass NEAL »durch neuere Untersuchungen« diesen Zusammenhang widerlegt habe — schließlich aber giebt er zu, dass der Trochlearis ein so eigenthümlich gearteter Nerv sei, dass man, um ihn zu erklären, »irgend eine andere Hypothese ersinnen müsse«. Und nun, sollte man meinen, folgt die Suspension seines eigenen Urtheils —

durchaus nicht! Koltzoff sagt vielmehr: »Die Lage des Trochlearis und des von ihm innervirten Mesodermsegments im Zwischenraum zwischen den typischen ventralen Nerven, dem Oculomotorius und dem Abducens mit ihren Muskeln macht es höchst wahrscheinlich, dass dies ein echter ventraler Nerv sei«, und daran schließt sich nach wenigen Zeilen die Versicherung: »folglich ist auch der gesonderte Mesodermabschnitt, aus welchem sich der von diesem Nerv innervirte Obliquus superior entwickelt, thatsächlich ein Somitmyotom«.

Dass nun der Trochlearis alles Andere eher ist, als ein ventraler, nach dem Typus der motorischen Spinalnerven gebauter und sich entwickelnder Nerv, habe ich in jedem weiteren Jahre meiner Beschäftigung mit den Thatsachen der Vorderkopfentwicklung immer besser begriffen. In einer folgenden Studie werde ich die vielen und auffallenden Varianten beschreiben, mit denen die Entstehung des Trochlearis bei den verschiedenen Selachiern verbunden ist; man wird dann erkennen, dass man es mit einem der merkwürdigsten und jedem »Schema« widerstrebenden Nerven zu thun hat, aber unter keinen Umständen mit einem nach dem Typus der ventralen Wurzeln sich entwickelnden. Wenn also wirklich die Beziehung zu einem ventralen Nerven über den Charakter eines Muskels als Myotommuskel entscheidet, so ist der Obliquus superior kein Myotommuskel. Was aber ist er dann? Versuchen wir diese Frage zu beantworten.

Die Zellen, aus welchen der Obliquus superior hervorgeht, findet man in der vordersten äußeren Ecke der Mandibularzellmasse. Will man diese Localität in den frühesten Stadien aufsuchen, so gelangt man zu ihr auf Querschnitten bei *Acanthias* oder bei *Torpedo*, wo sie als erste Spuren der seitlichen »Flügel« erscheinen, die sich gleich hinter den Querschnitten finden, welche die Prämandibularzellmasse treffen. Verfolgt man diese ausgezogenen, nach außen und oben gerichteten vordersten Zipfel der Mandibularhöhle auf ihrer weiteren Entwicklung, so wird man finden, dass sie sich immer mehr verlängern, dass sie aber auch bei dieser Verlängerung sich so weit verbreitern, um fast die vorderste Hälfte der Mandibularhöhle in diesen Process hineinzuziehen. Allmählich wird diese Verlängerung ein so bestimmter Vorgang, dass die so ausgezogenen Theile der Mandibularhöhlenwandung nur noch durch einen schmalen Canal mit dem Haupttheil der Höhle zusammenhängen; auch dieser Canal obliterirt, und dann führt der isolirte Zipfel als ein zugespitztes Oval seine selbständige Existenz weiter und geräth als M. obliquus

superior unter die Herrschaft des derweil entstandenen Trochlearis, um die Bewegungen des Augapfels reguliren zu helfen. Es wäre sehr der Mühe werth, diese Processe in allen Einzelheiten zu schildern; aber da eine genaue und eingehende Darstellung der ganzen Mesectoderm- und Nervenentwicklung des Vorderkopfes dabei unerlässlich ist, so gedenke ich diese Schilderung gleichzeitig mit dieser Darstellung erst in der nächsten oder übernächsten Studie zu geben. Zur Feststellung der ursprünglichen Natur und Bedeutung dieser den Obliquus superior bildenden Partie der Mandibularhöhle wird aber die genaue Entwicklungsgeschichte des Obliquus superior nur in so weit beitragen, als wir genau feststellen, wie die Zellen, aus deren weiteren Umwandlungen derselbe hervorgeht, sich von allem Anfang zu denjenigen Zellen verhalten, von denen, wie wir in der vorliegenden Studie erfahren, die Urwirbel, d. h. Myotomelemente ausgehen, mit anderen Worten, zu denjenigen Zellen, welche dicht neben dem Chorda-Entoblast die obere Lamelle der Mesodermsäcke oder Wülste herstellen. Und da ist es nicht schwer zu erkennen, dass die obere Lamelle sich schon weit nach der Seite ausgestreckt hat, um das Zellmaterial dieses äußeren Zipfels herzugeben, aus welchem der Obliquus superior sich bildet — und er bildet sich nicht nur aus der oberen Lamelle, sondern auch aus der äußeren seitlichen, die in die ventrale überführt. Will man also hiernach entscheiden, ob der Obliquus aus Materialien hervorgeht, die ihrer Lagerung und Entstehung nach einem Urwirbel homodynam seien, so muss man meiner Meinung nach ein negatives Verdict abgeben, und zugleich anerkennen, dass SEVERTZOFF im Recht sei, wenn er den Obliquus superior zur Kategorie der visceralen, d. h. Seitenplattenmuskeln rechnet. Nun kommt freilich die auffallende Erscheinung dazwischen, dass der Obliquus superior der dorsalst gelegene Muskel des Auges ist, dorsaler als z. B. der Rectus externus, den wir doch als zweifellosen Myotommuskel erkannt haben. Wie lässt sich das rechtfertigen? Da stoßen wir denn auf eine, wenigstens provisorisch, nicht überschreitbare Schranke der Analyse, die wir zunächst bezeichnen wollen als das phylogenetische Problem der Hirn- und Kopfbeuge. Aus den Erörterungen in der 23. Studie pag. 5 ff. geht hervor, welchen weitgreifenden Einfluss ich der Kopfbeuge auf die Gestaltung der Mandibular- und Prämandibularhöhlen beimesse, und welche Bedeutung sie noch in allen möglichen anderen Richtungen hat und haben muss. Die Kopfbeuge ist aber kein Vorgang mit, so zu sagen, autonomer Gesetzlichkeit — sie ist nur die

Zusammenfassung einer großen Anzahl der eingreifendsten Evolutionen und Reductionen, die gleichzeitig und höchst wahrscheinlich in sich gegenseitig bedingender Weise am Gehirn und am ganzen vorderen Körperabschnitt, den wir jetzt Kopf nennen, vor sich gehen. Was aber das Primum movens bei diesem ganzen Complex von Umgestaltungen sei oder gewesen sei, das ist, wie ich schon oben aussprach, einstweilen nirgends festzustellen versucht worden und soll auch an dieser Stelle noch nicht erörtert werden. Aber darauf möchte ich hinweisen, dass durch die Kopfbeuge und durch einige andere, gleichfalls fundamental umgestaltende Processe des Kopfes eine Menge von Translocationen geschehen sind, die unter anderem zur Folge hatten, dass ventrale Bildungen zu dorsaler Lage kamen, und umgedreht, dass ursprünglich vor einander liegende Wiederholungen derselben Formation unter oder sogar hinter einander verlagert wurden — und dass wahrscheinlich auch die merkwürdige, so viele Widersprüche bietende Gestaltung der Augenmuskulatur eine Folgeerscheinung der Kopfbeuge sei, die ihrerseits freilich wieder — ich wiederhole es — wahrscheinlich als Folgeerscheinung einer bestimmten anderen Erscheinung zu deuten ist, deren Erörterung ich mir für eine spätere Gelegenheit aufhebe.

Zu den wahrscheinlichen Folgen dieser Translocationen und Verschiebungen gehört auch das frühzeitig nach oben gerichtete Eindringen der sog. »Flügel« der Prämandibularhöhlen in die Spalten zwischen Ectoderm und Augenplatte. Da an dieser Stelle ein »ventraler« Hohlraum nicht existirt — ob er immer abwesend gewesen oder auch nur durch die großen Umwälzungen, die der Kopf erlitten hat, beseitigt worden, lasse ich hier auch unerörtert — und da durch die Kopfbeuge auch die vorderste Partie der Mandibularzellmasse in diese selbe Raumbeengung verwickelt wird, so gelangt auch die Entfaltung ihrer seitlichen Theile in Schwierigkeit, schiebt sich nach oben und wird »dorsal«. So begreift sich, dass der Obliquus superior als schlechtweg dorsaler Muskel von der Mehrzahl der Morphologen angesehen worden ist; und wer ihn z. B. in der von mir gegebenen Darstellung seiner Entwicklung bei *Scyllium canicula* weit dorsalwärts über den Insertionspunkt des Rectus externus hinaufziehen sieht, wo er dann schließlich, nachdem er seinen Zusammenhang mit der Mandibularhöhle aufgegeben hat, auf der Ober- und Vorderseite des Bulbus ankommt, der wird es kaum realisiren können, dass eben diese vorderste Partie des Rectus externus dem hinteren Theil des Obliquus superior als Myotom zugehört — d. h.

jemjenigen Theile, der weiter caudalwärts lag, als die fingerförmige Ausstülpung und Verlängerung des vorderen äußeren Zipfels der Mandibularhöhle sich zu bilden begann. Betrachtet man aber in frühesten Stadien die Mandibularhöhle — vgl. Taf. 8 Fig. 6 u. 7 — so sieht man, dass die seitliche Ausstülpung derselben, welche als Ursprungsstelle des späteren Obliquus superior gelten darf, in einer Querebene mit demjenigen Theil der inneren Lamelle der Mandibularhöhlen gelegen ist, welche dicht vor dem Beginn der Prämandibularzellmassen sich findet. Wir sahen oben bei der Darstellung dieser Verhältnisse bei *Acanthias*, dass dies die vorderste Myotompartie der Mandibularhöhle ist, und wir sahen ebenso bei *Scyllium* und anderen, dass aus dieser vordersten Myotompartie das vorderste Stück des Rectus externus wird — folglich ist die ganze Partie der inneren Wandung der Mandibularhöhle bis zum Ansatz des Obliquus superior gleich zu setzen mit der oberen Lamelle der Mesodermausstülpung, die sich bei den jüngsten Embryonen an dieser Localität findet — darum aber ist ein Muskel, dessen Fasern z. Th. aus dieser Wandung entstehen, doch noch immer kein eigentlicher Myotommuskel. Im Gegentheil! Die Muskelfasern der eigentlichen Rumpfmyotome entstehen aus denjenigen Zellen, welche sich neben und unten von der Chorda entwickeln, also in gerade entgegengesetzter Richtung von denjenigen, welche an der Formation des Obliquus superior theilnehmen — weshalb denn auch die Fasern des Rectus externus, welche zu demselben Somit gehören, wie die des hinteren Theiles des Obliquus superior, nicht nur unter dem letzteren gelegen sind, sondern, in Folge der Nachaußendrängung dieser Partie durch die Kopfbeuge, sogar in einer distal nach den Seiten weiter vorgeschobenen Ebene, so dass Sagittalschnitte von Embryonen von ca. 20 mm Länge zunächst die Spitze des Rectus externus und erst nach vielen weiteren Schnitten auch die äußere Fläche des Obliquus superior treffen, während in jüngeren Stadien das umgekehrte Verhältnis stattfindet[1]).

[1] Ich kann mich aus den dargestellten Gründen nicht mit NEAL einverstanden erklären, wenn er l. c. pag. 199 sagt: »... the great enlargement of the cavity of the somite is the chief factor in modifying its form and the relations of its constituent parts. While Miss PLATT finds the musculature to arise first in the median wall of the somite, that is to say, the dorsal part of the so-called »mandibular cavity« HOFFMANN states that the musc. obliquus superior arises in its upper and lateral walls. In my opinion their conclusions are not so divergent as they might at first sight seem to be, for I believe that the portion of the somite which HOFFMANN calls dorsal is morphologically median;

Aus all diesen Darlegungen scheint nun hervorzugehen, dass man den M. obliquus superior zu den eigentlichen Visceralmuskeln zu rechnen habe, wie Severtzoff es thut. Nun ist freilich eine scheinbare Contradictio in adjecto vorhanden, wenn man den Obliquus superior einen dorsalen Visceralmuskel nennen will; aber derlei terminologische Zweideutigkeiten brauchen einen nicht sehr zu stören, wenn man in den hauptsächlichen Kriterien keine Unklarheit bestehen lässt. Nennt man den Obliquus superior einen Seitenplattenmuskel, so vermeidet man diese Zweideutigkeit, denn die Seitenplatten haben nicht nur ventrale, sondern auch dorsale Abschnitte. Zu den Seitenplatten muss oder darf man natürlich auch die oberste dorsale Lamelle jedes Somits rechnen, so weit sie, statt ventralwärts abzubiegen vielmehr dorsalwärts aufgerichtet ist. Kommt dann zu solcher Umlagerung noch hinzu, dass die eigentlichen Urwirbelbildungen der betreffenden Somite in Rückbildung begriffen sind und sich nur noch in wesentlich reducirter, desshalb auch nicht mehr scharf abgegliederter Weise erkennbar machen, so geräth man mit der Unterscheidung, was Urwirbel — was Seitenplatte vorstelle, in Schwierigkeiten, und es bedarf dann doppelt genauer Verfolgung der Entwicklungsdaten, um einen einigermaßen verlässlichen, objectiven Anhaltspunkt für diese Beurtheilung zu haben. Und ein solch objectiver Anhaltspunkt ist im Falle des Obliquus superior um so nothwendiger, als wir nicht nur des Muskels selbst, sondern fast noch mehr des ihn innervirenden Trochlearis halber aus den Zweideutigkeiten heraus müssen, die diesen Nerven umgeben. Nun gelingt es zwar in derselben Weise, wie es durch

in other words, that it is the portion which in early stages lies against the wall of the neural tube. I agree with Hoffmann that the Obliquus superior arises in the dorsal and lateral walls of the second (van Wijhe's) somite, but with the qualification, that the dorsal wall is morphologically median.« Wenn Neal sich bemüht, den Ausdruck dorsal durch median zu ersetzen, so leitet ihn dabei der Gedanke, dass die Myotommuskulatur aus der medianen Lamelle der Urwirbel entsteht, also derjenigen, welche der Chorda und in späteren Stadien auch dem Medullarrohr nächst gelegen ist. Dies ist aber, wie ich oben aus einander gesetzt habe, sicherlich nicht der Fall mit derjenigen Zellschicht der Mandibularhöhle, aus welcher der Obliquus superior entsteht. Aus der Neal'schen median Schicht entsteht factisch, wie oben des Längeren aus einander gesetzt ward, der Rectus externus pars anterior — und mit dieser Zellschicht, die Miss Platt richtig sah, aber nicht richtig deutete — wenigstens nicht in ihren Endschicksalen — hat der Obliquus superior nichts zu thun: er entsteht aus der äußeren und oberen Ecke und incorporirt Theile und Zellen der seitlichen Wandung der Mandibularhöhle.

genaueste Verfolgung ihrer schrittweisen Entwicklung mit der Mandibularhöhle gelungen ist, die Bedeutung ihrer einzelnen Abschnitte morphologisch festzustellen, auch den Trochlearis, durch Nachweis seiner Herkunft und seiner allerdings sehr auffallenden späteren Schicksale und Beziehungen, von dem unbegründeten Verdachte völlig zu befreien, eine ventrale Wurzel zu sein oder gar Balletsprünge von einem Antimer ins andere gemacht zu haben — aber es bleibt doch noch die principiell wichtige Frage zu erörtern, ob der Satz ganz unbedingt Anwendung finde, dass, was ein ventraler Nerv innervire, alles Urwirbelmuskulatur, was ein eventuell genischter Seitenhornnerv in seinen Faserbereich ziehe, dagegen Seitenplattenderivat sei. Wenn, wie KOLTZOFF glaubt, hierauf sogar die einzige sichere Entscheidung beruht, ob wir es mit einem Myotom- oder Seitenplattenmuskel zu thun haben, und wenn das wiederum andere morphologisch-phylogenetische Probleme beeinflusst, so muss es der Mühe lohnen, zu untersuchen, ob es dabei gar keinen vermittelnden Standpunkt geben könne. Im Falle des Obliquus superior der Selachier haben wir es mit einem Muskel zu thun, der sich im Laufe der Entwicklung räumlich vollkommen von den übrigen Theilen der Mandibularhöhle trennt; es wäre aber doch denkbar, dass eine solche Trennung nicht erfolgte und wahrscheinlich nicht immer bestanden habe, dass vielmehr die Fasern des Obliquus superior mit denen der anderen Produkte der Mandibularhöhle in Contact blieben, ja dass es sogar schwierig wäre, zu sagen, wo der eine anfängt und der andere aufhört: wäre es dann ganz widersinnig, zu vermuthen, dass auch die diese Muskeln innervirenden Nervenfasern entweder mit einander sich verbänden oder sogar die einen den anderen Platz machten? Diese Frage hat desshalb ein actuelles Interesse, weil dieselben Schwierigkeiten, welche schon bei der Interpretation des Obliquus superior sich geltend machten, in noch verstärktem Grade auftreten, wenn es sich darum handelt, festzustellen, welchen Charakter die aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden vier Augenmuskeln haben, und ob sie, die nachweisbar vom Oculomotorius innervirt werden, darum allein und ausschließlich Myotommuskeln seien? Zur Betrachtung dieser Frage will ich nun übergehen.

War der Debatten und Meinungsverschiedenheiten über die Bedeutung der Mandibularhöhle kein Ende, so ist die Prämandibularhöhle nur durch den Umstand vor ähnlichem Schicksal bewahrt

geblieben, dass im Allgemeinen die Natur des einen, sie beherrschenden Nerven, des Oculomotorius, zu geringeren Zweifeln Anlass gab. Immerhin hat die Beziehung dieses Nerven zum Ganglion ciliare dennoch dafür gesorgt, dass es auch an verschiedenartigen Auffassungen über den Oculomotorius nicht gefehlt hat. Indessen lag bisher der Schwerpunkt der Discussionen bezüglich der Prämandibularhöhlen an anderer Stelle.

Ganz abweichend von den übrigen Kopfhöhlen zeigt sich sowohl die erste Anlage als auch die weitere Ausbildung dieser vordersten Bildung des Mesoderms. Schon der lange währende Zusammenhang mit dem Entoderm erweckte die anscheinend sehr plausible Vermuthung einer andersartigen Beziehung zum Entoderm, als sie bei den übrigen Mesodermbildungen statt hat, und diese Vermuthung ward noch unterstützt durch das eben so auffallende Bestehen einer medianen Verbindung zwischen den beiderseitigen Prämandibularhöhlen. Die Chordaspitze blieb in besonders nahen Beziehungen zu diesem Mittelstück und steigerte dadurch den Verdacht, dasselbe habe in der That nähere Beziehungen zum Entoderm; allerhand Zellbrücken und Zusammenhänge zwischen Entoderm, Ectoderm und der Zwischenplatte, wie ich in dieser Studie nach dem Vorgang v. Davidoff's dieses mittlere Verbindungsstück bezeichnete, erhöhten diese Vermuthung, und so war die v. Kupffer'sche Auffassung, man habe es mit wirklichen Entodermsäcken bei Mandibular- und Prämandibularhöhlen der Cyclostomen zu thun, um so begreiflicher, als bei *Ammocoetes* die gehemmte Entwicklung der Augenmuskeln die irrthümliche Annahme begünstigte, die Prämandibularzellmassen lösten sich überhaupt auf, ohne sich in Augenmuskeln zu verwandeln.

Aber wie mit der Mandibularhöhle, so erging es der Kupffer'schen Hypothese auch mit der prämandibularen: sie ward als Irrthum erkannt, und eine richtigere Erfassung, besonders auch ihrer ursprünglichen Beziehungen zum Entoderm, ward herbeigeführt durch die Bearbeitung der *Acanthias*-Embryologie. Miss Platt hatte durch ihre Bearbeitung schon bewiesen, wie wichtige Einsichten dieser Selachier gewähren könnte: leider aber war ihre schriftliche wie bildliche Darstellung der Mesodermverhältnisse des Vorderkopfes weder ausführlich noch durchsichtig genug, um Unsicherheiten zu heben; erst Neal machte so bestimmte Angaben, dass die *Acanthias*-Entwicklung von Ausschlag gebender Bedeutung für die morphologische Analyse der Prämandibularhöhlen und aller ihrer Theile

ward, wenn es auch Neal nicht gelang, wie wir oben sahen, die eigentliche Lösung des Mandibularhöhlenproblems festzustellen.

Das wichtigste Resultat der Neal'schen Untersuchung war der Nachweis, dass die Prämandibularzellmasse, wie sie in den ersten Stadien sich findet, fast ausschließlich Mesodermzellen enthält. Auf pag. 200 ff. bildet Neal ein Paar Schnitte ab, welche dies Verhältnis erläutern. Ich habe mich bemüht, diese Angaben des amerikanischen Morphologen möglichst zu erweitern und zu vertiefen, denn ihre Tragweite erstreckt sich weiter als bloß auf die Feststellung der Frage, ob die Prämandibularhöhlen nur dorsale oder auch ventrale Elemente einschließen. Wer meine Darstellung der *Acanthias*-Entwicklung (oben pag. 116 ff.) liest, wird sofort erkennen, dass ich auf dem von Neal angebahnten Wege fortgeschritten bin — und so sind meine Ergebnisse denn auch bei vielfacher Übereinstimmung doch von denen Neal's in manchen Punkten verschieden. Ich stimme mit ihm überein in der Anerkennung der dorsalen Natur der »Zwischenplatte«, oder wie Neal sie nennt »connecting stalk«, ja, durch genauere Prüfung ihrer Composition und Herkunft — wie ich oben pag. 126 u. 127 des Näheren dargelegt habe — halte ich mich berechtigt, in der Zwischenplatte nicht nur im allgemeinen dorsale Elemente, sondern die Anlage vorderer Urwirbel zu erblicken, welche aber schon im Embryo sich auflösen. Ich habe mich bemüht, festzustellen, zu welchen seitlichen Bildungen diese vorderen Urwirbel zu rechnen seien, und neige zu der Ansicht, sie gehörten eigentlich zu den vordersten Abschnitten des Mandibularhöhlenmesoderms, d. h. zu demjenigen Theile, aus welchem der Obliquus superior, wenigstens in seinen vordersten Theilen, hervorgehe. Ob ich damit Recht habe, mag von vorn herein zweifelhaft erscheinen, weil man sich allzu sehr daran gewöhnt hat, in den van Wijhe'schen drei vordersten Kopfhöhlen drei Einheiten, genetische sowohl wie functionelle, zu erblicken. Wie ich diese Anschauungen für die III. und Mandibularhöhle schon bekämpft habe — mit den Occipitalsomiten beschäftigten sich in gleicher Tendenz die 18. u. 21. Studie — so habe ich sie auch für die Prämandibularhöhlen zurückzuweisen gesucht und desshalb die allerersten Differenzirungen im Gebie der Prämandibularzellmassen bei Embryonen von 0,5—2 mm Länge verfolgt. Das Resultat war eben, dass die hintersten Partien der Prämandibularzellmassen ursprünglich in derselben Querebene gelegen sind, in welcher die vordersten Seitenplattenelemente der Mandibularhöhlen sich finden, und da ich keinen zwingenden Grund sehe, schon in

diesen frühen Stadien Verschiebungen anzunehmen, obwohl dieselben durchaus nicht unmöglich wären, so glaube ich, dass der Zusammenhang der vorderen Obliquus superior-Partie mit der Mandibularhöhle ein, so zu sagen, zufälliger sei, vielleicht herbeigeführt durch die allmähliche Ausbildung der Blasengestalt der vorderen Kopfhöhlen, welche neue Zusammenhänge hervorbrachte, und durch die immer umgestaltender wirkende Hirn- und Kopfbeuge, welche geradezu revolutionirend für die topographischen Beziehungen der Constituenten des Kopfes ward. Wäre freilich die Lagerung in derselben Querebene der allerjüngsten Embryonen kein Kriterium, auf welches man sich stützen dürfte, oder wäre doch schon auch in diesen jüngsten Stadien eine Verschiebung der Seitentheile nach vorn eingetreten, so müsste von dieser Interpretation Abstand genommen und der Obliquus superior als Seitenplattenabschnitt der vordersten Theile des Rectus externus angesehen werden, was allerdings von vorn herein ungezwungener erscheinen dürfte, als die andere Auffassung. Dann würden die eigentlichen Prämandibularhöhlen und die PLATT'sche Kopfhöhle als Seitentheile aufzufassen sein, die zu den axialen Elementen der Zwischenplatte gehörten. Bei solcher Auffassung stoßen wir nun aber sofort auf ein fundamental scheinendes Hindernis: die Innervation der aus den Wandungen der Prämandibularhöhle hervorgehenden vier Augenmuskeln durch den Oculomotorius! Ist es zulässig, ja ist es auch nur denkbar, dass Muskeln, die von einem ventralen, motorischen Nerven versorgt werden, nicht axialen, d. h. Myotomcharakter haben, sondern visceralen, d. h. Seitenplattenursprungs seien? Oder: ist es zulässig, in dem Oculomotorius einen nicht ventralen, vielmehr einen gemischten Seitenhorn- und Ganglienleistennerven zu sehen? Wie ich schon pag. 258 ff. betonte, gerathen wir durch diese Frage auf ein principielles Gebiet, auf dem sich zu orientiren nicht so leicht sein dürfte. Eine eingehende Antwort auf diese Alternative kann erst gegeben werden, wenn nicht nur die Entstehung der Kopfhöhlen und ihre Entwicklung zu einzelnen Muskeln, sondern auch die Entwicklung der Ganglienleiste, der Nerven und des Mesectoderms des Vorderkopfes an umfassendem Material von Nerven verfolgt und festgestellt sein wird — und das kann, meinerseits wenigstens, erst in der nächsten Zukunft geschehen, so eingehend und zahlreich die einzelnen Daten auch sein mögen, die, über unsere bisherigen thatsächlichen Kenntnisse hinausgreifend, mir schon vorliegen.

Immerhin möchte ich, auf die einleitenden Worte dieser »Er-

wägungen« zurückgreifend, einige der Äußerungen und Schätzungen Neal's hier näherer Erörterung unterwerfen, da sie, so sehr ich im Allgemeinen mit ihnen übereinstimme, doch in ihren Einzelheiten verschiedener Auffassung unterliegen. Dass die »Zwischenplatte« oder, wie Neal sagt, »connecting stalk« ausschließlich dorsaler Natur sei, so weit sie aus demjenigen Theile der Prämandibularzellmasse herstammt, der über dem Lumen des ursprünglichen Entoderms gelegen ist, gebe ich bereitwillig zu; dass sie Chordaelemente einschließe, neben denen seitlich Sklerotomelemente sich befinden, gebe ich auch zu, obwohl ich außer den Sklerotom- auch Myotomelemente, ja geradezu mindestens zwei Urwirbel in der Zwischenplatte enthalten glaube. Wirkliche Darmzellen dürften indess nicht ganz aus der Composition ausgeschlossen werden, in so fern die Zellen, welche das Lumen des vordersten, sog. präoralen Entodermstückes ursprünglich umgeben, durch das allmähliche Zurückweichen des Lumens doch nicht gleich verschwinden, sondern auf einander gepresst in der Gesammtmasse der Prämandibularzellmasse enthalten bleiben und somit auch wenigstens an der dem Vorderdarm anliegenden Seite der Zwischenplatte die Verbindung dieser beiden Bildungen herstellen. Auch finden sich solche ursprüngliche Entodermzellen zwischen späterer Hypophyse und Vorderdarm und liegen dem Stück Ectoderm der Kopfbeuge an, das sich an dieser Stelle erhält und später in den Gaumen der Mundhöhle übergeht. Wie weit nach vorn bei *Acanthias*, *Scyllium* und *Mustelus* diese ursprünglich rein entodermalen, d. h. Darmzellen sich finden, wie weit sie die bei *Torpedo* als Chiarugi'sche Blase beschriebene Bildung, resp. den von Hoffmann als vor dem Infundibulum gelegenen Verbindungsstrang der Platt'schen Kopfhöhlen ausschließlich herstellen, ist schwer zu entscheiden, da es einstweilen keine Kriterien giebt, die in diesen frühen Stadien entodermatische Darmzellen von Mesodermzellen zu unterscheiden ermöglichen. Dass aber der ursprüngliche Darm sich bis über die Stelle hinaus erstreckte, welche später vom Infundibulum durch seine unmittelbare Anlagerung an das Ectoderm dem Darm so zu sagen abgequetscht wird, scheint keinem Zweifel zu unterliegen; daraus aber scheint auch gefolgert werden zu dürfen, dass so weit, wie der Darm sich nach vorn erstreckte, auch eine ventrale Leibeshöhle angenommen werden dürfe, wenn sie auch im Embryo als Hohlraum nicht mehr auftritt, und daß Neal nicht Recht behält, wenn er sagt (pag. 201): »it follows therefore that the premandibular cavities comprise dorsal and only dorsal

mesoderm«. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass durch die Reduction des präoralen Darmes auch die präorale Leibeshöhle sich reducirte und dadurch die Prämandibularhöhle hinderte, das in ihr von der Anlage an enthaltene ventrale Mesoderm resp. Seitenplatten frei zu entwickeln. Schon VAN WIJHE machte den Versuch, in der PLATT'schen Kopfhöhle das Seitenplattenmaterial der Prämandibularhöhlen zu sehen, nahm aber später diese Deutung wieder zurück; SEVERTZOFF seinerseits sieht in der PLATT'schen Höhle »ein selbständiges Segment, welches seine eigne Höhle besitzt« (l. c. pag. 408 Anm.). Dasselbe fehle aber bei *Torpedo*, heißt es weiter auf pag. 410: »so dass in dieser Hinsicht *Torpedo* sich *Scyllium* und *Pristiurus* nähert und von *Galeus* und *Acanthias* unterscheidet«. Wir haben oben gesehen, dass die PLATT'sche Kopfhöhle bei *Scyllium* und *Pristiurus* angelegt wird und in allerdings unregelmäßigen und unvollständigen, aber nicht zu verkennenden Bildungen bei Embryonen beider Squaliden-Gattungen sich wiederfindet. Da es sich ferner auch bei *Galeus* durchaus nur um ein unregelmäßiges Auftreten dieser Bildung handelt (vgl. oben pag. 81 ff.), die sogar antimerisch variirt und bei einzelnen Embryonen fehlen kann, so beweist ihr Ausbleiben bei *Torpedo* wie bei *Raja* durchaus nicht, dass diesen beiden Formen ein typisches Segment des Selachierkörpers fehle, sondern scheint darauf hinzudeuten, dass die seitlichen Zellbezirke der Prämandibularmasse sich bei ihnen nicht mehr völlig von der Hauptmasse loslösen, um eine selbständige Kopfhöhle herzustellen, vielmehr ihr incorporirt bleiben, ohne sich nachweisbar an der Ausbildung der später sich differenzirenden Augenmuskeln zu betheiligen. Sobald die vordersten Producte der Ganglienleiste schärfer als bisher analysirt sein werden, wird man genauere Anhaltspunkte über die Gesammtvergangenheit des Kopfes gewinnen. Keinenfalls darf die Hoffnung auf solche weiteren Aufschlüsse aufgegeben werden, zumal da es an einer Übereinstimmung der Autoren über den ontogenetischen Thatbestand bei den einzelnen Selachiern und anderen niederen Vertebraten noch ebenso fehlt, wie an der Einheitlichkeit des Gesichtspunktes, aus dem dieser Thatbestand zu beurtheilen ist. Dies wird ganz besonders ersichtlich aus den Erörterungen, welche sich bei den beiden letzten Autoren, die in diesen Fragen das Wort genommen haben, finden — KOLTZOFF und FRORIEP.

KOLTZOFF giebt auf pag. 371—381 eine sehr eingehende und durch Vorurtheilslosigkeit ausgezeichnete Kritik, welche schließlich darauf hinaus läuft, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer

Kenntnisse unmöglich sei, Bestimmtes über die Prämandibularhöhle und alle ihre Dependenzien, die Platt'sche Kopfhöhle eingerechnet, auszusagen. Nach allem, was ich bereits auf den vorhergehenden Seiten bemerkt habe, ist es nicht erforderlich, auf die Einzelheiten von Koltzoff's Kritik einzugehen.

Ganz isolirt dagegen steht die Auffassung Froriep's, über welche ich mich schon in der 22. Studie in mehr als einer Richtung ausgesprochen habe, die ich aber hier noch einmal zum Gegenstand einer kritischen Erörterung machen möchte.

Froriep hat seine Untersuchung an *Torpedo ocellata* angestellt und findet, dass an Embryonen von 1,8 mm Länge die Urwirbel sich nur bis zu derjenigen Stelle unterscheiden lassen, welche der rostrodorsalen Ecke der ersten Visceraltasche entspricht — und da, seiner Meinung nach, die specifisch differenzirte Chorda auch nur bis dahin reicht, so schließt er, dass Chorda und Mesoblast vor dieser Stelle eine andere Bedeutung haben und sich weder in Urwirbel noch in dorsale und ventrale Zone gliedern.

Dass in diesem, nach Froriep ungegliederten Kopfmesoblast frühzeitig kleine Hohlräume auftreten, welche ich früher — in der 15. Studie — als Urwirbelhöhlen aufgefasst habe, giebt Froriep zu, kann aber meiner Deutung nicht zustimmen und führt zu seiner Unterstützung an, ich hätte diese Deutung in der 18. Studie selbst wieder aufgegeben. Darin hat Froriep aber nur in so weit Recht, als ich, wie ich schon mehrfach und oben pag. 227 ausgesprochen habe, die damals auf Taf. 14 Fig. 5 mit *r*, *w*, *x* bezeichneten Hohlräume irrthümlich für Urwirbel erklärte, da sie doch nur Hohlräume der Seitenplatten bildeten. Für *s*, *t*, *u* halte ich auch heute noch, wie diese beiden Studien beweisen, meine damalige Auffassung für durchaus richtig und kann mich der Froriep'schen Meinung, diese Partie des Kopfmesoderms sei ungegliedert, nicht anschließen. Dass die Gliederung nicht durchgeführt ist, wie bei den Rumpfsomiten, ist ja ohne Weiteres klar, aber in diesem ausschließlich graduellen Unterschiede die Begründung für die Annahme von »zwei genetisch differenten Abschnitten der Kopfanlage« zu sehen, scheint mir in mehr als einer Beziehung verfehlt.

Zunächst handelt es sich freilich um Feststellung dessen, was Froriep unter »genetisch different« versteht — eine Feststellung, die nicht leicht ist, da sie nur erschlossen werden kann. In seinen im Anat. Anz. 21. Bd. 1902 erschienenen »Bemerkungen zur Kopffrage« heißt es (pag. 548): »zu Anfang des Stadiums *D* ist die Urwirbel-

säule an ihrem rostralen Ende complett, der Urkopf (wenn ich so sagen darf) d. h. der Visceralbogentheil oder präspinale Abschnitt des Kopfes dagegen nur durch das den Urdarmgrund umfassende Mesoblast repräsentirt. Die im anschließenden Stadium *E* sich bildende 1. Visceraltasche wird von diesem primären Kopfmesoblast ganz umgeben, derart, dass auch eine dorsale Zone (später VAN WIJHE's II. u. III. Somit) vorhanden ist, an welche sich caudalwärts das rostrale Ende der Urwirbelreihe unmittelbar anschließt. Nachdem dann im Stadium *F* die 2. Visceraltasche angelegt und dadurch der ebenfalls noch zum primären Kopfmesoblast gehörige Hyoidbogen abgegrenzt ist, geht das Wachsthum des Kopfmesoblasts nur in der ventralen Zone caudalwärts weiter, und es kommt so, unter Mitwirkung der gleichzeitig ebenfalls in caudaler Richtung fortschreitenden Bildung der 3., 4. etc. Visceraltaschen zur Entstehung des 3., 4. etc. Bogens, welche keine zugehörigen dorsalen Mesoblasttheile zu haben scheinen und, da sie relativ sehr spät (erst vom Stadium *G* ab), man könnte fast sagen nachträglich, entstehen, vielleicht vorläufig als secundärer Kopfmesoblast zusammengefasst werden könnten.«

Aus diesen Worten geht nicht hervor, was FRORIEP unter genetisch different versteht, wohl aber, dass er von functionell differenten Leistungen der Mesoblastbildung im Selachier-Embryo spricht: die eine, welche in Urwirbel- und Cölombildung ihren Ausdruck findet, eine zweite, welche »nur durch das den Urdarmgrund umfassende Mesoblast« gebildet wird, aus welchem nachher der ganze »Visceralbogencomplex« incl. III. Kopfhöhle, Mandibular- und Prämandibularhöhlen mit allem Zubehör hervorgehen sollen. Dass FRORIEP aber einen Unterschied in der Constitution der beiden Mesoblastarten annimmt, geht aus den Worten hervor, durch die er auf pag. 550 »das dicht gefügte Gewebe der Visceralbogen sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf absetzen« lässt, »besonders die Zellenstränge, in deren Achse später die Visceralbogenhöhlen erscheinen, bilden je an ihrem dorsalen Ende eine tamponähnliche abgerundete Verdickung, welche . . . ihre differente Natur gegenüber dem im dorsalen Gebiet sich anschließenden Mesenchym deutlich bewahrt.« Die Zellenstränge mit der tamponähnlich abgerundeten Verdickung sind, wie ich schon in der 22. Studie pag. 640 hervorhob, nichts Anderes als die Seitenplatten der vorderen Somite; aus ihnen geht die Kiemenbogenmuskulatur hervor; will FRORIEP noch von besonderen Visceralbogenhöhlen sprechen, so

mag er das, soll aber dann sagen, was das Wort »später« bedeutet, da diese »Höhlen« von Anfang an bestehen, freilich in verschiedener Deutlichkeit. Dass sich diese Zellstränge gegen das Parachordalgewebe stellenweise scharf absetzen, ist selbstverständlich, wie sich eben zukünftige Muskeln gegen andere Gewebe scharf abzusetzen pflegen; das braucht desshalb nicht auf genetisch differente Abschnitte in der Kopfanlage bezogen zu werden. Ich habe in der 22. Studie schon hervorgehoben, wie allerdings ein beträchtlicher Gegensatz zwischen den Visceralbogen und den dorsalen Kopftheilen besteht, in so fern die ersteren durch Mesectoderm erfüllt werden, was Froriep entgangen ist. Das Übersehen der wirklich differenten Genese des letzteren Gewebes bewirkt, dass Froriep's Annahme, ein präspinaler Körperabschnitt, der Träger der Respirations- und aller Sinnesapparate, stülpe sich über das rostrale Ende des spinalen Abschnittes, d. h. des Locomotionsapparates oder späteren Rumpfes herüber (l. c. pag. 549), einer ausreichenden Grundlage beobachtbarer Entwicklungsvorgänge entbehrt. Ich habe bereits, wie eben erwähnt, in der 22. Studie den Angaben Froriep's vom Vorhandensein einer besonderen Kopfganglienleiste, welche sich über die Rumpfganglienleiste hermache und sie in ihrem Anfangstheile vernichte, die ausführlichsten Gegenbeweise gewidmet; ich kann ebenso wenig Froriep's Angaben über einen genetisch differenten Kopfmesoblast zustimmen, durch dessen caudalwärts gerichtete Ausbreitung der gesammte Branchialapparat hervorgerufen werden soll. Dessgleichen erscheint es mir unthunlich, mit Froriep an eine Rolle der Chorda zu glauben, wie er sie auf pag. 547 ausmalt. Nach meinen eigenen Untersuchungen (die darin mit Neal u. a. übereinstimmen) hat sich das vordere Ende der Chorda allmählich rückgebildet — offenbar im Verfolge desselben phylogenetischen Geschehens, das auch die Muskulatur des Vorderkopfes eingeschränkt, die Kopfbeuge producirt und die Schädelentwicklung sowie die dadurch herbeigeführte Starrheit des Kopfes verursacht hat, wodurch außer für die Bewegung des Auges keiner weiteren Muskulatur Gelegenheit zur Function blieb. Diese Rückbildung aber in der von Froriep auf pag. 549 geschilderten Weise zu deuten, erscheint mir nicht nur unbegründet: mir ist die Vorstellungsweise nicht einmal zugänglich, auf welche Froriep sich dabei zu stützen scheint, die ich desshalb auch nicht zu resumiren vermag und dem Leser im Original aufzusuchen überlassen muss. Und ebenso wenig kann ich Froriep in seinen Entwürfen über eine primitive Leibesgliederung

der Chordonier in Protosoma, Mesosoma und Metasoma folgen, die er im Anschluss an VAN WIJHE und MASTERMAN ausspricht: ich kann mir dabei nichts denken, sehe vielmehr in diesen Ausdrücken nur inhaltlose Schemata, von derengleichen die an sich schon in Misseredit gerathene phylogenetische Forschung bisher nur allzu viel gelitten hat, und die sie sich mit aller Gewalt vom Leibe halten sollte, wenn sie die hochfahrende Kritik, die ihr von der so völlig andere Ziele verfolgenden Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie zu Theil wird, in die gebührenden Schranken zurückweisen und ihre selbständige und fundamentale Bedeutung als historisch-biologische Disciplin erhärten will.

Buchstabenerklärung.

Add.M / *Add.m* Adductor mandibulae.
Ao Aorta.
Ch Chorda.
Ch.Ent Chorda-Entoblast.
Cr.ceph Circulus cephalicus.
D Darm.
Do Dotter.
Ect Ectoderm.
Ent Entoderm.
Ent.Zw Zwischenplatte der Prämandibularhöhle.
G.acust. Acusticus-Ganglion.
G.c / *G.cil* Ganglion ciliare.
G.Fa / *G.fac* Facialis-Ganglion.
G.G / *G.g* Ganglion Gasseri.
G.Gl / *G.gl.* Glossopharyngeus-Ganglion.
G.vag Vagusganglion.
Gef Gefäß und gefäßbildende Zellen.
Hy / *II Hy* Hyoidspalte.
Hy.H Hyoidhöhle.
Hy.Schl Hyoidschlauch.
Hyp. Hypophyse.
Inf Infundibulum.
III K.H / *III Kopfh* III. Kopfhöhle.
L Linse.
Md Mund.
Md.H Mandibularhöhle.
Md.H$_2$ in Auflösung begriffener Zusammenhang zwischen Rectus externus und Adductor mandibulae.
Md.H.Rect.ext der aus der Mandibularhöhle stammende Theil des Rectus externus.
Md.Schl Mandibularschlauch.
Md.Schl.Add.m Mandibularschlauch in Umwandlung zum Adductor mandibulae.
Med.F Medullarfalte.
Medul Medulla.
Mes / *Mesod* Mesoderm.
Meseet Mesectoderm.
Meseet.Pl Mesectodermzellen, welche die PLATT'sche Kopfhöhle umgeben.
Meseet.Tr.Pl Mesectoderm, das aus der Trigeminusplatte stammt.
Mesench Mesenchymzellen.
N Nase.
Neurop / *Np* Neuroporus.
Obl.inf. Musculus obliquus inferior.
Ob.s / *Obl.sup.* Musculus obliquus superior.
Oc Auge.

Occ.Urw Occipitalurwirbel.
Oculom } Nervus oculomotorius.
Oculomot }
Ohr Ohr.
Ohrbl Ohrblase.
Ophth.pro Nervus ophthalmicus profundus.
Opt Nervus opticus.
Pl Platt'sche Kopfhöhle (anterior head cavity).
Pl_1 unterste Spitze der Platt'schen Kopfhöhle.
Pr } Prämandibularhöhle.
Pr.H }
Praem Prämandibularzellmasse.
Praem 1 Vordere } Prämandibularzell-
Praem 2 Hintere } masse.
Praem 1. Chiar. vordere abgetrennte Prämandibularzellen = Chiarugi'sche Blase.
Praem.H Prämandibularhöhle.
Praem.Zw. Zwischenstück der Prämandibularhöhle.
R.mand Ramus mandibularis trigemini.
R.max Ramus maxillaris trigemini.
Rect.ext Musculus rectus externus.
Rect.ext.III.Kopfh hinterer aus der III. Kopfhöhle stammender Abschnitt des Musculus rectus externus.
Rect.ext.Md.II der aus der Mandibularhöhle stammende Theil des Musculus rectus externus.
Rect.inf Musculus rectus inferior.
Rect.int Musculus rectus internus.
Rect.sup Musculus rectus superior.
Sa Sattelhirnbeuge.
Scl Sklera.
Scl.Mes Sklerotommesoderm.
Seit Seitentheil der Mandibularhöhle.
Sin.ceph Sinus cephalicus.
Spr } Spritzlochspalte.
I.Spr }
Spr.Art Spritzlocharterie.
Thy Thyreoidea.
Tri Commissur zwischen Ganglion Gasseri und Ganglion ciliare.
Trig Trigeminus.
Urw Urwirbel, Urwirbelanlagen, Urwirbelreste.
V.H Vorderhirn.
Vd Vorderdarm.
Z Schlauch, der das Prämandibularzwischenstück mit dem Ectoderm der Kopfbeuge verbindet.
Zwi Zwischenstück der Prämandibularhöhle.

Die Bedeutung der Zeichen α, β, γ, x und y ist in der Tafelerklärung zu finden.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Alle Figuren betreffen *Torpedo marmorata*.

Fig. 1. XXXIII 92, III 10. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,8 mm. Der Schnitt geht durch die mittlere Sagittalebene und zeigt den Vorderdarm (*Vd*) in Zusammenhang mit der vor ihm liegenden und von ihm nicht trennbaren Prämandibularzellmasse (*Praem*), in welche von hinten her die Chorda (*Ch*) einläuft. An zwei Stellen steht das Entoderm des Vorderdarmes mit dem Ectoderm in dichtem Zellcontact. Vergr. 190.

Fig. 2. XXXIII 86, IV 8. Gleichfalls ein Sagittalschnitt durch einen andern Embryo von 2,8 mm Länge. Der Schnitt geht schräg durch den Vorderkopf und zeigt vier Contactstellen des Vorderdarmes mit dem Ectoderm, an welchem Contact sich aber auch die Zellmasse der Prämandibularhöhle betheiligt. Vergr. 130.

Fig. 3 u. 4. XXXIII 279, IV 9 u. 11. Sagittalschnitte durch einen Embryo von

1.5 mm. Fig. 3 liegt seitlicher, Fig. 4 näher der Mittellinie; auf Fig. 3 sieht man Spuren von Urwirbelbildung bei *y*; es bleibt zweifelhaft, ob dieselben nur der Mandibular- oder auch der Prämandibularhöhle zuzurechnen sind. Vergr. 190.

Fig. 5. XXXIII 280, I 17—22. Projection eines in Horizontalschnitte getheilten Embryos von 1,5 mm, um das Auseinanderweichen der Kopfplatten zu vergegenwärtigen. Die Medullarwülste zeigen noch keine Spur eines Aufrichtens behufs der Bildung eines Rohres. Bei *Mesod* ist das Mesoderm angeschnitten. Vergr. 51.

Fig. 6. XXXIII 279, IV 11. Embryo von 1,5 mm Länge. Sagittalschnitt, welcher vorn durch die Mittelebene, hinten etwas seitlich gefallen ist, so dass die Urwirbel getroffen sind. Diese Figur soll die ursprüngliche Lage des Vorderkopfes zeigen, ehe der Anfang einer Hirn- und Kopfbeuge gemacht wird. Die Medullarplatten sind wie bei der vorigen Figur noch ganz offen, an dem ventralen Ectoderm des Vorderkopfes ist keine Spur einer Knickung zu sehen. Vergr. 51.

Fig. 7—15 sind dazu bestimmt, den Process der Hirn- und Kopfbeuge zu illustriren.

Fig. 7. XXXIII 86, IV 6 zeigt bei dem Embryo, der schon auf Fig. 2 abgebildet ward und 2,8 mm lang ist, eine leichte Beugung der Bodenplatte des Hirns, die spätere Sattelspalte (*Sa*), und dementsprechend eine Krümmung des Vordertheiles der Chorda, während die ventrale Ectodermwandung noch keine Veränderung erkennen lässt. Die Medullarwülste sind bereits in der ganzen Länge des Embryos aufgerichtet, aber noch nirgends geschlossen, so dass auch noch kein vorderer Neuroporus existirt. Vergr. 55.

Fig. 8. XXXIII 59, I 6. Embryo von 3,1 mm Länge. Das Medullarrohr ist geschlossen, und bis zur Vagusregion hat schon eine Wucherung des Medullardaches zur Herstellung der Ganglienleiste angefangen. Spritzloch und Hyoidsack sind beträchtlich ausgebuchtet; die Hirnbeuge bildet schon einen rechten Winkel (*Sa*). Die Chorda ist entsprechend gekrümmt, das ventrale Ectoderm erleidet eine flache Beugung durch das Vorwölben des Vorderhirns. Vergr. 55.

Fig. 9. XXI 555, II 12—14. Componirter Sagittalschnitt eines Embryos von 3,2 mm. Der Neuroporus bereitet sich zur Schließung vor, aber 3 Schnitte zeigen noch das Lumen. Der Sinus cephalicus wächst, die Hirnbeuge (*Sa*) fängt an, Platz für Mesodermgewebe zu schaffen, ist aber noch gerundet. Die Kopfbeuge zeigt eine gleichfalls gerundete aber vertiefte Einsenkung des ventralen Ectoderms. Vergr. 55.

Fig. 10. XXXIII 89, III 8—11. Componirter Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,5 mm Länge. Der Neuroporus ist dicht vor dem Schluss. Nur ein Schnitt geht noch durch das Lumen. Die Hirn- und Kopfbeuge sind stärker accentuirt, der Sinus cephalicus ist größer und dadurch die Chordabeugung stärker. Vergr. 55.

Fig. 11. XXI 568, II 1. Embryo von 5,5 mm. Der Schnitt führt nicht genau durch die Mitte, sonst würde er den zwar geschlossenen Neuroporus aber die noch bestehende geringe Verbindung zwischen Ectoderm und Vorderhirn an dieser Stelle aufweisen. Die Mundspalte ist, wenn auch nicht auf dem abgebildeten Schnitt, aber doch schon an einigen Stellen durchgebrochen. Der innerste Winkel des eingeknickten ventralen Ectoderms liegt vor dem obersten Winkel des Entoderms

dahinter die Prämandibularzellmasse: an dieser Stelle entsteht die Hypophyse. Der Sinus cephalicus schwillt immer mehr an, und der Raum zwischen Chorda und Bodenplatte des Hirnrohres (Sattelbeuge *Sa*) wird immer höher. Vergr. 55.

Fig. 12. XXI 566, III 9. Embryo von 6 mm. Die Verhältnisse wie bei dem vorigen, nur noch etwas gesteigert. Vergr. 55.

Fig. 13. XXXIII 262, IV 2. Embryo von 7 mm Länge. Die Mundspalte bricht an verschiedenen Stellen durch, das Vorderhirn ist in der Gegend des Neuroporus von dem Ectoderm ganz abgelöst. Die Kopfbeuge ist bis zur Einklemmung des innersten Stückes der ursprünglichen ventralen Ectodermwandung fortgeschritten, aus dem die Hypophyse sich entwickeln wird. Vergr. 55.

Fig. 14. XXXIII 249, V 4. Embryo von 9 mm Länge. Der Mund ist weit offen, die Hirnbeuge (*Sa*) hat einen großen Raum zwischen Chordaende und Hirnrohr geschaffen. Die Prämandibularhöhle ist durch einen Querschnitt der entodermalen Zwischenplatte repräsentirt, welche dicht vor der beginnenden Hypophyse liegt. Vergr. 55.

Fig. 15. XXXIII 227, III 8. Embryo von 11 mm Länge. Die Hypophyse ist weiter ausgebildet, ihre Wandungen liegen aneinander, von den ursprünglich darunter liegenden Theilen des Entoderms (Seessel'scher Tasche etc.) ist nichts mehr vorhanden. Der Raum zwischen Chordaende und Hirnrohr, die Sattelbeuge (*Sa*), erhöht sich immer mehr, fängt aber zugleich an sich zu verschmälern. Vergr. 55.

Tafel 2.

Alle Abbildungen betreffen *Torpedo marmorata*.

Fig. 1—7. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 10 mm Länge, wobei die Fig. 7 das Situationsbild darstellt. XXXIII 213.

Fig. 1 zeigt den seitlich äußersten Schnitt, welcher durch die beiden vordersten Theile der Mandibularhöhle gegangen ist, aus denen der Musculus obliquus superior (*Ob.s*) hervorgeht. (XXXIII 213, II 5.) Vergr. 130.

Fig. 2 zeigt nur noch den hinteren der beiden Theile, der vordere geht schon in die Haupthöhle der Mandibularhöhle über. Bei *Pr.II* wird die äußerste Zellschicht der Prämandibularhöhle getroffen. *G.c* Ciliarganglien, *G.G* Ganglion Gasseri. (XXXIII 213, II 4.) Vergr. 130.

Fig. 3 zeigt den nächsten Schnitt. Die Elemente des Obliquus superior sind in die Mandibularhöhle aufgegangen, die Prämandibularhöhle (*Pr.II*) ist in ihrer äußeren Wandung getroffen. (213, II 3.) Vergr. 130.

Fig. 4 zeigt auf dem nächsten Schnitt in der Mandibularhöhle (*Md.II*) bei *y* die viscerale Wandung derselben, welche durch Blutgefäße von innen nach außen in das Lumen der Mandibularhöhle selbst hineingedrängt wird, wie man leicht auf Horizontalschnitten (vgl. Taf. 3 Fig. 14 u. 15) erkennt. Die Prämandibularhöhle beginnt ihr Lumen zu zeigen. (213, II 2.) Vergr. 130.

Fig. 5. Fortsetzung auf dem nächsten Schnitt, über den Besonderes nicht zu sagen ist, außer dass die viscerale Lamelle der Mandibularhöhle deutlicher wird. (213, I 11.) Vergr. 130.

Fig. 6 zeigt die Mandibularhöhle gerade unter der Commissur, welche das

Ganglion ciliare mit dem G. Gasseri verbindet. Das Lumen der Mandibularhöhle geht hier durch den engen Canal γ in den Canal des ventralen Abschnittes der Mandibularhöhle, also der eigentlichen Höhle des späteren Adductor mandibulae, über. Bei x ist das Knie zu erkennen, welches in den Halbcanal resp. sein Lumen führt, durch welches man in die hinteren Urwirbel der Mandibularhöhle gelangt, die mit der III. Kopfhöhle der Autoren in Zusammenhang stehen (vgl. Fig. 15—18). Die innere Wandung der Mandibularhöhle in dem Abschnitt zwischen den beiden Ganglien ist so weit nach innen hineingewölbt, dass sogar in der Mitte schon das eindrängende Blutgefäß selber angeschnitten ist (*Gef*). XXXIII 213, I 9. Vergr. 130.

Fig. 7 ist das Situationsbild für die vorhergehenden Schnitte, welches dadurch aufklärend wirkt, dass es die ganze Länge der Mandibularhöhle, die Kopfbeuge, die Ganglien und das Entoderm in situ darstellt. XXXIII 213, I 9. Vergr. 30.

Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch die andere Seite desselben Embryos, um die Somite zu zeigen, aus welchen sowohl der Obliquus superior als auch der gesammte Rectus externus hervorgeht. XXXIII 211.

Fig. 8. Schnitt durch die Masse des späteren Obliquus superior. XXXIII 211, III 1. Vergr. 130.

Fig. 9. Der Theil der Mandibularhöhle, welcher unter der Commissur von G. ciliare zu G. Gasseri liegt und bereits die eingestülpte viscerale Wandung y zeigt XXXIII 211, III 5 und in den vorderen Abschnitt von

Fig. 10 führt, welcher den Theil der Mandibularhöhle darstellt, der die Verbindung mit dem unter dem G. Gasseri gelegenen und zur III. Kopfhöhle der Autoren führenden hinteren Abschnitt der Mandibularhöhle bildet. Dieser Theil liegt vor den beiden parallelen Linien, welche die Fig. 10 durchsetzen. Dahinter liegen die Gebilde, welche aus den über dem Spritzlochsack liegenden Urwirbeln und den caudalen Theilen der Mandibularhöhle hervorgegangen sind — aus beiden Abschnitten geht später der M. rectus externus hervor. XXXIII 211, III 9 + 13. Vergr. 130.

Fig. 11. Situationsbild zur Verdeutlichung der Fig. 10 (XXXIII 211, III 9 + 13). Vergr. 20.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 96, III 9 von 3,2 mm Länge, um die doppelte Natur der visceralen Partie der Mandibularhöhle zu zeigen. Vergr. 130.

Fig. 13 u. 14. Sagittalschnitte durch die Mandibularhöhle eines Embryos (Mayer 421, IV 6 u. 421, IV 7 + 8) von 5 mm Länge, um die Spaltung der ventralen Partie, d. h. derjenigen, aus welcher der Adductor mandibulae hervorgeht, zu zeigen und zugleich ihre Beziehungen zu den einzelnen Partien der Mandibularhöhle und ihrer Hohlräume zu erläutern. Vergr. 130.

Fig. 15. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 89, IV 9 + 10 von 3,5 mm Länge, um den Zusammenhang der auf Fig. 10 in vorgeschrittenerem Stadium dargestellten Somite der III. Kopfhöhle der Autoren mit der Mandibularhöhle zu zeigen. Bei x das angeschnittene Lumen, welches von der Haupthöhle der Mandibularhöhle in die hinteren Somite derselben führt. Vergr. 130.

ig. 16. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 94, III 11 + 14) von 3,6 mm Länge, welcher dasselbe wie Fig. 15 zeigt, bei *x* aber den Zusammenhang der Lumina aufweist. Vergr. 130.

ig. 17. Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 256, II 13) von 8 mm Länge. Dieser Schnitt bildet ein Mittelglied zwischen Fig. 16 und Fig. 10 in der Darstellung der Somite, aus welchen der M. rectus externus hervorgeht, also aus der III. Kopfhöhle der Autoren *III.Kpfh*) und dem ganzen Bereich der Mandibularhöhle *Md.H*, deren Zusammenhang mit dem ventralen Theil noch unversehrt ist. Vergr. 130.

ig. 18. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 208, IV 7 + 8 + 12) von 11 mm Länge. Diese Figur ist in eine Ebene projicirt, obschon die vordere Partie weiter lateralwärts, als die hintere gelegen ist. Sie soll dazu dienen, die Entstehung des Rectus externus aus den einzelnen Somiten der III. Kopfhöhle und der Mandibularhöhle bis zu ihrer Berührung mit der Prämandibularhöhle zu veranschaulichen. Der Canal, welcher die Mandibularhöhle ventralwärts mit den Seitenplatten verbindet, aus denen der Adductor mandibulae hervorgeht, ist noch intact. Man vergleiche die Figuren 6, 10 und 18, um einen Gesammtüberblick zu haben. Vergr. 130.

Tafel 3.

Sämmtliche Figuren betreffen *Torpedo marmorata*.

ig. 1—12. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 2,5 mm Länge XXI 557). Die Abbildungen zeigen die Mandibularhöhle in dorso-ventral auf einander folgenden Schnitten. Vergr. von Fig. 1—11 130, Fig. 12 50.

ig. 1. Schnitt durch das Grenzgebiet der III. Kopfhöhle zur Mandibularhöhle. Bei *Urw* sieht man die den Urwirbeln homodyname Partie, aus welcher dasjenige Stück des Rectus externus gebildet wird, welches aus den über dem Spritzlochsack gelagerten Somiten hervorgeht und sich mit den homodynamen Theilen der Mandibularhöhle verbindet. Bei *Mes* sind Mesenchymzellen abgebildet, welche aus den Wandungen der Mandibularhöhle dorsalwärts hervorsprossen.

ig. 2 zeigt bei *Urw* das Urwirbelstück der hintersten Partie der Mandibularhöhle, bei *Seit* die Seitentheile derselben. Die folgenden

ig. 3—9 zeigen bei *Urw* theils Urwirbelreste, theils Sklerotomabschnitte, bei *Seit* Seitentheile der Mandibularhöhle mit den in einander laufenden Lumina der Halbcanäle, die schließlich alle in das Gesammtlumen der ventralen Partie der Mandibularhöhle auf Fig. 10 u. 11 einlaufen. *Ch* ist die Chorda, welche aber auf

ig. 10 u. 11 nicht mehr von den übrigen Zellen der an die Chorda sich anschließenden Prämandibularhöhle *Pr* zu sondern ist. Zwischen Prämandibularhöhle und Darm liegen gefäßbildende Zellen *Gef*).

ig. 12 zeigt das Situationsbild der Fig. 11 bei Vergr. 50.

ig. 13—17. Horizontalschnitte durch einen Embryo XXXIII 232) von 11 mm Länge, um die Differenzirung der Mandibularhöhle zu zeigen.

ig. 13 zeigt außer dem Sinus cephalicus *Sin.ceph*) einen großen Blutraum *Gef*), der durch Zusammenfluss einer Anzahl von wandungslosen Blutbahnen des Vorderkopfes gebildet wird, deren Bedeutung an anderer

Stelle klar gelegt werden wird. Die Mandibularhöhle ist an einer dorsal gelegenen Stelle geschnitten, aber unterhalb der Commissur zwischen Ganglion ciliare *G.cil* und Ganglion Gasseri *G.G*; bei *Urw* ist die Urwirbelpartie getroffen, welche dorso-caudalwärts mit der III. Kopfhöhle in Zusammenhang steht, und aus welcher die Fasern des M. rectus externus hervorgehen, welche den Mandibularhöhlenabschnitt dieses Muskels bilden. Bei *Obl.sup* sieht man die Zellen, welche als Obliquus superior sich später abtrennen (vgl. Fig. 18 *Obl.sup*. XXXIII 232, I 3. Vergr. 130.

Fig. 14 zeigt einen weiter ventral liegenden Schnitt; der große Blutraum hat die viscerale Wand der Mandibularhöhle ganz eingedrückt, so dass das Lumen zwischen beiden Wandungen ganz schmal geworden ist. Der Urwirbelabschnitt *Urw* ist aber sehr deutlich und geht später in den Rectus externus über. (232, I 6. Vergr. 130.

Fig. 15. An Stelle des großen Blutraumes ist die Prämandibularhöhle getreten, mit ihrem hinteren Theile, wie er aus dem die Zwischenplatte darstellenden Canal hervorgeht und neben dem G. ciliare sich anschickt, zu der vorderen größeren Höhle sich auszugestalten. Auch hier ist der Urwirbelabschnitt wieder sehr deutlich *Urw*, ebenso die von dem Blutraum eingedrückte, vor der Auflösung stehende innere Membran der Mandibularhöhle. Bei *Obl.sup* der Aufsatz, welcher zum Obliquus superior wird. (232, I 8.) Vergr. 130.

Fig. 16. Der ventralst gelegene Schnitt, welcher von der Mandibularhöhle nur noch die zum Adductor mandibulae werdende ventrale Partie zeigt, neben dem G. ciliare aber die Prämandibularhöhle und ein Stück des N. oculomotorius *Oculomot*. XXXIII 232, I 11. Vergr. 130.

Fig. 17. Situationsbild der vorstehenden vier Figuren. XXXIII 232, I 6. Vergr. 20.

Fig. 18 u. 19. Sagittalschnitte eines 11 mm langen Embryos. Mayer 127 u. 128. Vergr. 130.

Fig. 18 zeigt die Mandibularhöhle zwischen G. Gasseri und G. ciliare noch im Zusammenhange mit Obliquus superior und Adductor mandibulae also in integro, aber schon im Begriff sich aufzulösen. Bei *Ge* sieht man die großen Bluträume, welche auf Fig. 13—15 horizontal geschnitten sind, sich an die Wandung der Mandibularhöhle so her andrängen, dass ihre Zellen fast concentrisch um dieselben gelagert erscheinen. Bei *Rect.ext* ist der vordere Theil des Rectus externus angeschnitten, der dicht hinter dem G. ciliare verläuft. Bei *x* ist das Knie zu erkennen, welches in die hinteren Lumina der Mandibularhöhle führt, die sich hier aber schon von den Somiten abgetrennt haben (Mayer 127, III 10.) Vergr. 130.

Fig. 19 zeigt bei demselben Embryo den M. rectus externus in seinem hinteren Abschnitt *Rect.ext. III.Kpfh*, wo er durch Umwandlung der die III. Kopfhöhle der Autoren bildenden drei Somite hergestellt wird, und in seinem vorderen, bis vor das Gangl. Gasseri gehenden Abschnitt, wo er aus den hinteren Theilen der Mandibularhöhle gebildet wird und sich weiterhin lateralwärts an die in Fig. 1 dargestellte Partie anschließt. (Mayer 128, I 6.) Vergr. 130.

Fig. 20. Situationsbild für die beiden Schnitte Fig. 18 u. 19. Vergr. 20.

Tafel 4.

immtliche Figuren stellen Sagittalschnitte von Embryonen von *Torpedo ocellata* ır. Sie sind etwas schematisirt, um sowohl den Zusammenhang der Mandibularhöhle als auch die zunehmende Hirn- und Kopfbeuge darzustellen.

ig. 1 u. 2. Embryo von 1,5 mm Länge. (XXXIX 580, III 3 u. III 21.) Das Mesoderm umgiebt das Entoderm in gleichmäßiger Weise; die Chorda ist vorn noch nicht von der Prämandibularmasse zu unterscheiden. Die Medullarplatten sind noch völlig offen; bei *x* wird der vordere Neuroporus sich bilden, von *x* nach dem Dotter zu liegt das ventrale Ectoderm, welches später die Kopfbeuge erleidet. Vergr. 45.

g. 3 u. 4. Embryo (XXXIX 579, III 27 u. III 13) von 1,5 mm Länge. Zeigt ähnliche Verhältnisse. Die Kopfplatten sind aber im Begriff, zur Rohrbildung sich zusammenzuschließen. Das ventrale Kopfectoderm zeigt noch keine Spur einer Kopfbeuge. Vergr. 45.

g. 5—8. Embryo von 1,7 mm Länge. (XXXIX 611, III 2, 3, 4, 19.) Die Hirnbeuge hat angefangen und wirkt auf die Gestaltung der Mandibularhöhle (*Md.H*) ein, deren dorsaler Contur eine halbkreisförmige Krümmung erlitten hat. Eine Kopfbeuge — durch die Krümmung des ventralen Ectoderms — ist noch nicht zu erkennen. Vergr. 45.

ig. 9—13. Embryo von 2 mm Länge. (XXXVIII 9, I 7, 8, 9, 10, 15.) Die Mandibularhöhle ist durch die Hirnbeuge noch weiter beeinflusst: bei *Sa* auf Fig. 13 zeigt sich der Beginn der Sattelbeuge; eine Kopfbeuge mit Einknickung des ventralen Kopfectoderms ist noch nicht vorhanden. Vergr. 45.

ig. 14 u. 15. Embryo von 3 mm Länge. (XXXVIII 78, I 11 + 12, II 2.) Die Mandibularhöhle lässt die Bildung der Halbcanäle erkennen. Die Ausstülpung des Spritzlochsackes (*Spr* drängt die Seitenplattenelemente nach vorn zusammen. Die Hirnbeuge (*Sa*) ist schon rechtwinkelig, die Kopfbeuge beginnt durch allmähliche Vorwölbung des ursprünglich ventralen Abschnittes des Vorderhirns (ventro-caudalwärts vom Neuroporus) sich in der Gegend der späteren Hypophyse zu krümmen. Vergr. 45.

ig. 16—21. Embryo von 4 mm Länge. (XXXVIII 76, III 4, 3, 2, 1.) Fig. 20 zeigt die combinirten gleichnamigen Schnitte der andern Seite, Fig. 21 durch die Mittelebene. Die Mandibularhöhle zeigt die Halbcanäle und ihre Lumina; die Kopfbeuge ist sehr deutlich als eine beträchtliche Krümmung des ventralen Kopfectoderms zu erkennen, deren Tiefpunkt, die spätere Hypophysis, noch durch eine Aufrichtung derjenigen Partie des Ectoderms, welche der späteren Mundspalte entspricht, verstärkt wird. Vergr. 45.

ig. 22. u. 23. Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 69. III 2 u. II 11.) Die Kopfbeuge ist bereits so beträchtlich geworden, dass die ventrale Partie der Mandibularhöhle (*Add.M*), aus welcher der Adductor mandibulae hervorgehen wird, sich so aufgerichtet hat, dass ihre ursprünglich ventrale Seite frontal geworden ist. Die eigentliche dorsale Partie der Mandibularhöhle sitzt jetzt wie Knospen in einem Kelchglase; die Prämandibularhöhle befindet sich gerade an der tiefsten Stelle der Kopfbeuge, welche jetzt durchaus spitzwinkelig geworden ist. Vergr. 45.

Fig. 24 u. 25. Embryo von 7 mm Länge. (XXXVIII 16, II 6—12. II 1.) Fig. 25 ist eine combinirte Zeichnung von 7 Sagittalschnitten, um den Zusammenhang der Lumina der einzelnen Halbcanäle der Mandibularhöhle zu zeigen, welche mehrfach variirt (vgl. Fig. 22 u. Fig. 26). Die Kopfbeuge (Fig. 25) ist nun schon so groß, dass die ventrale Ectodermwandung in so spitzem Winkel geknickt ist, dass ihre beiden Schenkel fast einander berühren. Wenn die Mundöffnung durchbricht, so bildet die ursprünglich vordere Partie des Ectoderms die Gaumenwand der Mundhöhle. Die Sattelkrümmung (*Sa*) ist sehr beträchtlich geworden, ebenso der Sinus cephalicus (*Sin.ceph*), zwischen denen die Chorda sich immer mehr zurückbildet. Vergr. 45.

Fig. 26. Combinirter Sagittalschnitt eines Embryos von 8 mm Länge. (XXXVIII 29. I 7—13.) Zeigt dasselbe wie Fig. 22, nur mit anderen Varianten. Vergr. 45.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 10 mm Länge. (XXXVIII 58, III 9. Die ventrale Partie der Mandibularhöhle (*Add.M*) ist nun so weit aufgerichtet, dass sie mit den übrigen Visceralbogenhöhlen parallel läuft und den Eindruck macht, als sei sie ein seriales Homologon derselben, was doch nicht der Fall ist, da sie ursprünglich ventral lag und mit der Längsachse des Körpers parallel gerichtet war. Ihre Umlagerung ist die Folge der sich stetig vergrößernden und vertiefenden Kopfbeuge. Vergr. 45.

Tafel 5.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 1—6. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 42. II 11—16), um die Gliederung der Mandibularhöhle in ihren Einzelheiten zu zeigen. Bei *Mesect* sind die Mesectodermzellen angegeben, welche um die Mandibularhöhle herum sich ausbreiten. Bei *Spr.Art* sind die gefäßbildenden Zellen der späteren Spritzlocharterie eingezeichnet, das Lumen der Arterie ist noch nicht streng abgegrenzt. Die Schnitte folgen sich von innen nach außen, so dass Fig. 1 der Medianebene am nächsten gelegen ist. Vergr. 130.

Fig. 7—10. Sagittalschnitte eines Embryos von 17 mm Länge. XXXIX 692 u. 693. Vergr. 130.

Fig. 7 zeigt einen Schnitt durch die Augenblase etwas vor der Stelle ihres größten Durchmessers. Man sieht das Ganglion Gasseri (*G.g* und das Ganglion ciliare (*G.cil*) dicht an einander gerückt; unter dem G. ciliare, innerhalb der Zellmasse, welche in concentrischer Lagerung die Augenblase umgiebt, sieht man bei *Rect.ext* die äußerste Spitze des M. rectus externus, während bei *Obl.sup* der Obliquus superior und bei *R.sup* der M. rectus superior zu sehen ist. (XXXIX 692, I 3.) Von diesem Schnitt medianwärts gehen 8 Schnitte, die aber hier nicht dargestellt sind, bis zur Innenseite des Zusammenhanges der beiden Ganglion Gasseri und ciliare, und so weit geht auch der M. rectus externus, der genau unter der Commissur hindurchtritt, um sich dann hinter der Commissur hoch aufzurichten, wie er auf

Fig. 8 dargestellt ist. (XXXIX 692, II 2.) Diese dorsale Ausdehnung des

Rectus externus hat nichts mit der Ablösung des Obliquus superior zu thun, welche distalwärts von der Commissur des G. Gasseri und G. ciliare geschieht; sie geht wieder zu Grunde, und von ihr medianwärts erstreckt sich der aus den hinteren Somiten der Mandibularhöhle sich bildende Theil des Rectus externus, wie ihn

'ig. 9 zeigt XXXIX 692, II 10, an welchen sich auf

'ig. 10 der aus der III. Kopfhöhle der Autoren sich bildende Theil des Rectus externus anschließt. (XXXIX 693, I 5.

'ig. 11 ist eine Reconstruction aus den Sagittalschnitten desselben Embryos, der von den Fig. 7—10 dargestellt ist; der Augapfel (*Oc*) ist von innen aus dargestellt, bei *Opt* ist der Opticus durchschnitten; *Obl.inf* zeigt den M. obliquus inferior an, in welchen der Oculomotorius (*Oculom*) einmündet. Als Antagonist findet sich dorsal bei *Obl.sup* der M. obliquus superior, während die drei anderen, aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden Muskeln *Rect.inf*, *Rect.sup* und *Rect.int* sich der Hinterseite des Augapfels anfügen. Die merkwürdigste Gestalt weist der Rectus externus auf, welcher proximal von G. Gasseri und G. ciliare gelegen eine dreizipfelige Form zeigt: caudalwärts verläuft das aus der III. Kopfhöhle entstehende Stück, das aber unter- und innerhalb des G. Gasseri in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem aus der Mandibularhöhle entstehenden größeren Stück verschmolzen ist. Letzteres theilt sich unterhalb der Commissur der beiden Ganglien in einen aufwärts und einen abwärts laufenden Theil, von denen der erstere nicht bestehen bleibt, der letztere aber den dauernden und vordersten Theil des ganzen Muskels bildet. Bei *Ophth.prof* sieht man den N. ophthalmicus profundus, der proximalwärts vom Augapfel aus dem G. ciliare hervorkommt. Vergr. 95.

g. 12. Combinirter Sagittalschnitt durch die Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle eines Embryos von 9 mm Länge XXXIII 250, I 4 + 8, um den Zusammenhang der Somite der III. Kopfhöhle mit den Theilen der Mandibularhöhle auch bei *T. ocellata* zu zeigen, wie er auf Tafel 2 Fig. 17 u. 18 von *T. marmorata* dargestellt ward. Vergr. 130.

Tafel 6.

ie Abbildungen stellen Sagittalschnitte durch Embryonen von *Raja batis* dar.

g. 1—3. Drei Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4,5 mm Länge. IV 188.)

g. 1. Schnitt durch den distalen Theil der Mandibularhöhle, welche weder eine Blase noch Halbcanäle aufweist, sondern ein schwammartiges Gewebe. Bei *Praem.II* ist die Prämandibularzellmasse angeschnitten, bei *Mesect* zeigt sich die Mesectodermproduction der Ganglienleiste, welche aber mit bestimmter Grenze vor der dorsalen Grenze der Mandibularhöhle aufhört und noch nicht ventral weiter gewachsen ist. IV 188, I 10. Vergr. 125.

g. 2. Ein näher der Medianebene gelegener Schnitt durch die Mandibularhöhle. Bei *Praem.H* ist schon ein beträchtlicherer Theil der Prämandibularzellmasse getroffen; die Mandibularzellmasse zeigt ebenso wie in der vorigen Figur ein schwammartiges Gefüge. Die Mesectoderm-

zellmasse der Ganglienleiste zeigt sich bis beinahe an den vorderen Neuroporus ausgedehnt. IV 188, I 15. Vergr. 125.

Fig. 3. Dieser Schnitt geht gerade durch die Mittelebene und trifft die Chorda *Ch* mit ihrer Fortsetzung in die Prämandibularzellmasse, welche ihrerseits noch mit dem Entoderm *Ent* in engstem Zusammenhang befindlich ist. *Np* vorderer Neuroporus. IV 188, II 9. Vergr. 125.

Fig. 4—6. Drei Sagittalschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. IV 189.

Fig. 4. Der Schnitt geht wie bei Fig. 1 durch die distale Partie der Mandibularhöhle, welche wiederum nur schwammartigen Bau mit einer geringen Höhle am Vorderende zeigt. Die Prämandibularhöhle dagegen beginnt sich deutlich zu markiren. Das Mesectoderm *Mesect* ist bereits bis an die ventrale Seite des Adductor mandibulae hinabgestiegen. IV 189, III 17. Vergr. 95.

Fig. 5. Ein weiterer medianwärts gelegener Schnitt, welcher die aufgelöste Constitution der Mandibularhöhlenelemente besonders deutlich erkennen lässt, auch die der III. Kopfhöhle. Nur die ventrale Seitenplattenpartie *Add.M* zeigt die geschlossene, epithelartige Structur der Wandungen; sie wird auf beiden Seiten von lockeren Mesectodermzellen umgeben. IV 189, III 12. Vergr. 95.

Fig. 6. Schnitt durch die Medianebene. Die Mundspalte *Md* ist eben im Begriff durchzubrechen; die Entodermwandung *Ent* setzt sich noch in die Prämandibularzellmasse *Praem.H* fort, an welche von hinten und oben die Chorda anstößt. IV 189. II 16. Vergr. 95.

Fig. 7 u. 8. Weitere Sagittalschnitte durch die Mandibularzellmasse eines Embryos von 5 mm Länge. IV 190.

Fig. 7. Schnitt durch die Mandibularhöhlen- und III. Kopfhöhlenzellmasse. Letztere lassen noch eine Spur von Zusammensetzung aus 3 Somiten erkennen, erstere ist zu schwammartiger Consistenz umgewandelt. Die Prämandibularhöhle geht an ihrem caudo-ventralen Ende in dieses schwammartige Gewebe über und nimmt an dem Aufbau des späteren Adductor mandibulae-Schlauches Theil. Letzterer ist von dichten Mesectodermzellmassen umgeben, die sich ebenso um den Hyoidschlauch *Hy.H* herum gelegt haben und mit dem G. acustico-facialis zusammen aus der Ganglienleiste ventralwärts gewandert sind. Auch vor der Prämandibularhöhle *Praem.H* sieht man Mesectodermzellen. IV 190, III 11. Vergr. 95.

Fig. 8. Schnitt durch die distalere Partie der Mandibularhöhle. IV 190, III 14. Vergr. 95.

Fig. 9. Schnitt durch einen Embryo von 5,2 mm, um die III. Kopfhöhle mit ihrer somitenartigen Eintheilung zu illustriren. Die Mandibularhöhle ist wie bei den vorhergehenden Figuren zellig aufgelöst. IV 200, II 2. Vergr. 95.

Fig. 10. Schnitt durch die mediane Sagittalebene eines Embryos von 14 mm Länge. VI 371, I 6 + 7. Dieser Schnitt zeigt die sog. Zwischenplatte der Prämandibularhöhle mit ihren mesodermalen Höhlungen und ihrer entodermalen Basis, welche die Zwischenplatte mit der Spitze des Darmes und des Ectoderms der Kopfbeuge resp. der Hypophysisgegend *Hyp* verbindet. Dorsal ragt die Chordaspitze zwischen die beiden mesodermalen Höhlungen hinein. Bei *Md* ist die oberste Partie der halb aus Entoderm, halb aus Ectoderm bestehenden Platte

bestehen geblieben, deren Durchreißung die Mundöffnung herstellt. Vergr. 130.

Fig. 11 u. 12. Schnitte durch einen Embryo von 2,5 mm. IV 219. IV 7 u. 14.

Fig. 11 zeigt einen mehr seitlich geführten Schnitt durch die Prämandibular- und Mandibularzellmasse eines Embryos, der noch keine Spur eines Medullarrohres aufweist. Vergr. 95.

Fig. 12 zeigt den Medianschnitt, welcher die Chordaanlage und die Prämandibularmasse getroffen hat. Vergr. 95.

Tafel 7.

Alle Zeichnungen beziehen sich auf Embryonen von *Raja radiata*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge. VII 507.

Fig. 1. Schnitt durch die Medianebene. Die Prämandibularmasse zeigt den Zusammenhang mit der Chorda, dem Entoderm und in fast völliger Verschmelzung auch mit dem Ectoderm der späteren Kopfbeuge. Vergr. 130.

Fig. 2—9 zeigt Sagittalschnitte VII 507, 1 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18, durch welche ebensowohl die Occipitalsomite in ihrer Composition wie auch die III. Kopfhöhle und die Mandibularhöhle deutlich gemacht werden. Die Occipitalsomite zeigen auf Fig. 5—8 die Größe von Squalidensomiten, zugleich aber die Composition dieser großen Somite aus 2 resp. 3 kleineren Somiten, wie wir sie durch *Torpedo* kennen gelernt haben. Auf Fig. 8 sehen wir auch die drei Somite, aus denen die III. Kopfhöhle sich aufbaut, und auf Fig. 5—8 erscheint die Mandibularhöhle in ähnlich schwammartiger Constitution wie bei *Raja batis*-Embryonen auf Taf. 6. Die Prämandibularzellmasse ist auf den Fig. 6—8 wiederum in innigster Verlöthung mit dem Ectoderm zu erkennen. Vergr. 130.

Fig. 9 zeigt den Zusammenhang der III. Kopfhöhlen-Somite mit der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle, die fast ein untrennbares Ganze bilden. Vergr. 130.

Fig. 10. Ein Sagittalschnitt durch die Medianebene eines Embryos von 8 mm Länge. (VII 501, III 17.) Die Mundspalte ist eben im Durchbrechen begriffen: ob die verdünnte Membran, welche noch den Verschluss bildet, mehr aus Ento- oder Ectoderm besteht, ist nicht zu bestimmen, da vor dem Durchbrechen beide innig verbunden sind. Bei *x* ist ein zelliger Strang zu sehen, welcher die Spitze des Darmes (*Ent*) und des Ectoderms (*Ect*) der Kopfbeuge in der Gegend der Hypophysisbildung mit dem Zwischenstrange der Prämandibularhöhle (*Zwi*) in Verbindung zeigt. Es ist der letzte Rest des eigentlichen Entoderms der Prämandibularzellmasse. Vergr. 130.

Tafel 8.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—5. Querschnitte durch einen Embryo von 1,5 mm Länge. (XXVI 336.) Vergr. 160. *Ch.Ent* Chordaentoblast, *D* Darmrohr, *Ure* die der Chorda-

anlage nächst gelegenen Zellen, aus welchen die Urwirbel hervorgehen, *Md.H* Mandibularhöhlenwandungen. Bei *x* Spalt der Mesodermanlage.

Fig. 1 zeigt den 16. Schnitt vom Beginn des Vorderendes des Entoderms. Der Darm ist unter dem Chordaentoblast geschlossen. (II 3.)

Fig. 2 (II 8) zeigt bei *x* den Spalt, aber noch ist die Darmwandung vollständig auch unter dem Chordaentoblast.

Fig. 3. (II 19.) Sehr deutlich die neben der Chordaanlage liegenden Zellen der Urwirbelanlage (*Urw*), auf beiden Seiten der Beginn der Mandibularhöhle.

Fig. 4. (III 9.) Die Darmwände stoßen gerade unter dem Chordaentoblast zusammen. Die Mandibularhöhlen zeigen ihren Hohlraum.

Fig. 5. (IV 4.) Die Chorda ist schon vom Mesoderm frei.

Fig. 6—8. Querschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge. (XXVI 286. Vergr. 160. Der Embryo ist weiter entwickelt, die Medullarplatten sind bereits flügelförmig aufgerichtet (*Medul*).

Fig. 6 zeigt die Prämandibularzellmasse, d. h. den Chordaentoblast *Ch.Ent* mit den Seitentheilen (*Urw*) über dem Darm, dessen Wandung (*D*) ganz geschlossen ist; dicht neben den Urwirbelabschnitten (*Urw*) der Prämandibularzellmasse befindet sich in loser Berührung mit ihr der vorderste Theil der Mandibularhöhle, aus welcher später die Wandungen hervorgehen, die den M. obliquus superior bilden. (XXVI 286, III 1.

Fig. 7 (III 5) zeigt den Querschnitt durch den Theil der Prämandibularzellmasse, in dem gerade noch der Zusammenhang mit der Mandibularhöhle auf beiden Seiten besteht. Man erkennt besonders deutlich die Partie der Urwirbel auf beiden Seiten neben dem Chordaentoblast und sieht wie die Darmwand von beiden Seiten her unter dem letzteren sich vereinigt.

Fig. 8. III. 12. Die Mandibularhöhlen haben sich auf beiden Seiten von der Chorda losgetrennt, die Urwirbelpartie (*Urw*) scheint sich dabei zu theilen resp. auf der inneren Spitze der Mandibularhöhle sich zu erhalten.

Fig. 9 u. 10. Querschnitte durch einen Embryo von 2,1 mm Länge. (XXVI 314. Vergr. 160. Das Lumen des Entoderms hat sich bis zum 23. Schnitt zurückgezogen; die Medullarplatten sind vertical aufgerichtet, die Chordaplatte hat sich in die Medullarplatte eingedrängt.

Fig. 9 (II 4) entspricht der Fig. 1 des jüngeren Stadiums.

Fig. 10 (II 16) entspricht der Fig. 2 des jüngeren Stadiums.

Fig. 11—17. Querschnitte durch einen Embryo von 2,1 mm Länge. (XXVI 290. Vergr. 160.

Fig. 11 (III 3) zeigt die vordere Partie, an der zweifelhaft bleibt, ob die untere Zellschicht richtiges Entoderm bei rückgebildetem Entodermlumen oder aus einer vorwärts gerichteten Wucherung der Mesodermanlage hervorgegangen sei.

Fig. 12 (III 16) zeigt die typischen Bestandtheile der Prämandibularzellmasse: *Ch.Ent* die Chordaanlage, *Urw* die seitlichen Mesodermmassen, aus denen später die Prämandibularhöhlenwandungen und die Zwischenplatte hervorgehen. *D* das richtige Entoderm.

Fig. 13. (III 21.) Die vordersten Partien der Mandibularhöhle sind angeschnitten und hängen noch mit den Elementen der Prämandibularzellmasse zusammen.

Fig. 14 (IV 4) u. Fig. 15 (IV 7) zeigen gleichfalls noch den Zusammenhang der vordersten Partien der Mandibularhöhlen mit den hintersten Partien der Prämandibularzellmassen (Zwischenplatte), deren dorsale Spitze (*Ch.Ent*) als Chordaentoblast in die Medullarplatte eindringt. Bei Fig. 15 beginnt aber die Trennung der Mandibular- von der Prämandibularzellmasse und ist bei

Fig. 16 (IV 8) durchgeführt, wo man sehen kann, dass die Urwirbelmasse (*Urw*) den inneren Winkel der Mandibularhöhle bildet.

Fig. 17 (IV 16) zeigt die Chorda (*Ch*) frei von der Berührung mit Mesodermelementen und die Mandibularhöhlen mit den von der Chorda losgelösten Urwirbelabschnitten an ihren inneren, proximalen Winkeln, aus denen bei der späteren Umwandlung der vorderste Theil des M. rectus externus hervorgeht.

Fig. 18 u. 19. Querschnitte durch einen Embryo von 2,2 mm Länge. (XXVI 346, III 12 u. III 14.) Vergr. 160. Da bereits eine ganz geringe Hirnbeuge eingetreten ist, so sind diese Schnitte gegenüber der Längsachse etwas schräg gerichtet, so dass die Prämandibularzellmasse voluminöser erscheint, als sie ist.

Auf beiden Figuren sieht man den Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit den vordersten Theilen der Mandibularhöhlen.

Tafel 9.

Alle Abbildungen gehören zu *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—3. Querschnitte durch einen Embryo von 2,5 mm Länge. (XXVI 322.) Vergr. 160. Da die Kopfbeuge begonnen hat, so sind die Schnitte nicht strict transversal sondern etwas schräg ausgefallen; infolgedessen erscheint die Prämandibularmasse besonders auf Fig. 1 beträchtlich voluminös.

Fig. 1 (III 20.) Schnitt durch den Beginn der Mandibularhöhle und den Haupttheil der Prämandibularmasse, aus dem sowohl die Zwischenplatte als auch die eigentlichen Prämandibularhöhlen sich in den nächsten Stadien differenziren.

Fig. 2. (III 23.) Man erkennt noch den Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit den Wandungen der Mandibularhöhle, die Chorda ist aber im Begriff, sich von den benachbarten Mesodermtheilen loszumachen.

Fig. 3. (IV 2.) Die Mandibularhöhle ist von der Verbindung mit der Prämandibularzellmasse frei, man erkennt aber sehr deutlich die inneren, die Urwirbel repräsentirenden Bezirke (*Urw*). Die Querverbindung der Wandungen der Mandibularhöhlen erinnert an die Verhältnisse von *Torpedo*.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 1,8 mm Länge. (XXVI 298, III 5.) Zeigt die Prämandibularzellmasse auf einem mittleren Schnitt, wo sie mitten zwischen den vorderen Ausstülpungen der Mandibularhöhle liegt, wie dieselbe auf Fig. 5 abgebildet ist. Vergr. 160.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 2,2 mm Länge. (XXVI 288, III 21.) Der Schnitt liegt etwas schräg gegen die Längs-

achse: er zeigt aber die Mandibularhöhle in derselben Querebene, in welcher der vorige Schnitt die hintere Partie der Prämandibularzellmasse zeigt. Vergr. 160.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines Embryos von 2 mm Länge. XXVI 325, V 1. Man erkennt, wie weit das Lumen des Vorderdarmes von der Spitze zurückgewichen, resp. diese Spitze weiter gewuchert ist. Die Chorda ist nur am hinteren Theil des Schnittes frei, vorn liegt sie noch in Zusammenhang mit der ganzen Prämandibularzellmasse und den Entodermzellen. Bei *Inf* ist eine Einsenkung des Medullarbodens; aus derselben wird das Infundibulum. Vergr. 160.

Fig. 7—10. Sagittalschnitte durch das Vorderende eines Embryos von 2,7 mm Länge. XXVI 269. Vergr. 125.

Bei diesem Embryo ist das Medullarrohr schon geschlossen und durch den gleichfalls schon geschlossenen Neuroporus *Neurop* die Topographie bestimmt, da der untere Rand des Neuroporus die vorderste Spitze der Medullarwülste vor dem Schluss des Medullarrohres bildet. Bis an diesen unteren Rand des Neuroporus dringt die Prämandibularzellmasse vor, was auch Fig. 8 erweist.

Fig. 7 (III 10) zeigt einen Schnitt in der Nähe der Medianlinie. Die Prämandibularzellmasse ist durch die seitliche Ausdehnung der Infundibulargegend getrennt, zeigt sich aber auf

Fig. 8 (IV 2) einheitlich, da dieser Schnitt gerade die Medianebene getroffen und caudalwärts die Chorda, frontalwärts die Mitte des Neuroporus durchschnitten hat. Der Anfang der Kopfbeuge ist gemacht, bei *Hyp* entsteht später die Hypophyse.

Fig. 9 (IV 10) zeigt auch noch den Zusammenhang der ganzen Prämandibularzellmasse, welche aber caudalwärts sich an die hinteren Theile der Mandibularhöhle anschließt, deren vordere Theile (Obliquus superior) auf

Fig. 10 (V 3) in derselben Querebene liegen, wie die hinteren Theile der Prämandibularzellmasse, d. h. diejenigen, aus welchen die Zwischenplatte entsteht.

Fig. 11. Sagittalschnitt eines 3,5 mm langen Embryos (XXVI 270, IV 16). Auf diesem Schnitt sieht man, wie die Infundibularpartie auch in der Medianebene die vordere (*Praem.1*) und die hintere (*Praem.2*) Partie der Prämandibularzellmasse getrennt hat, so dass jede derselben ihre eigene weitere Entwicklung getrennt durchläuft. Vergr. 125.

Fig. 12. Sagittalschnitt eines 3,5 mm langen Embryos (XXVI 328, III 13) zeigt dasselbe wie Fig. 11, nur noch in weiter fortgeschrittener Weise. Vergr. 125.

Tafel 10.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Embryonen von *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch den Kopf eines Embryos von 4,5 mm Länge (XXVI 246 u. 247). Vergr. 160.

Diese Schnitte zeigen die Platt'sche Kopfhöhle (*Pl* Anterior head cavity), ihre anfängliche Lagerung zur Prämandibularhöhle (*Praem.H*), das Umgebensein von Mesectodermzellen (*Mesect*); ferner die eigentliche Prämandibularhöhle mit der Zwischenplatte (*Praem.Zw*) und der Chordaspitze. Vergr. 160.

Fig. 1 u. 2 (III 7 u. 9) zeigen die Platt'sche Kopfhöhle in ihrer Längsausdehnung, überall umgeben von losen Mesectodermzellen. Die Prämandibularhöhle ist im Anschnitt zu sehen, dahinter die Wandung der Mandibularhöhle.

Fig. 3 (III 14) zeigt einen Schnitt durch die Prämandibularblase sowie die innere Wandung der Platt'schen Kopfhöhle, umgeben von viel Mesectoderm, von dem sie kaum unterschieden werden kann.

Fig. 4 (IV 3) zeigt den Übergang der Prämandibularhöhle zur Zwischenplatte; bei *x* den Zusammenhang mit den vordersten Urwirbelbezirken der Mandibularhöhle, die bei *Md.H* ihre innere Wandung zeigt. *Mesench* ist Mesenchym aus den Sklerotomen der Mandibularhöhle hervorgegangen, während *Mesect* Mesectoderm darstellt.

Fig 5 IV 6 zeigt die Zwischenplatte, deren oberer Theil aber ursprünglich als hinterer, caudalwärts liegender angesehen werden muss, welcher nur durch die Kopfbeuge in diese verticale Stellung zu der darunter liegenden vorderen Partie gebracht ward.

Fig. 6 (XXVI 247, I 2) gleich Fig. 5.

Fig. 7 (247, I 5) zeigt die Mitte der Zwischenplatte mit der Chordaspitze.

Fig. 8 (247, I 10) gleich Fig. 5 auf dem anderen Antimer.

Fig. 9 (247, III, 7) zeigt wie Fig. 1 einen Sagittalschnitt durch die Platt-sche Kopfhöhle.

Fig. 10—22. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 4,5 mm Länge XXVI 244 u. 245. Vergr. 130.

Diese Schnitte stellen in Wirklichkeit Querschnitte dar, da zufolge der Kopfbeuge die Achse des Vorderkopfes bei Horizontalschnitten quer getroffen wird.

Fig. 10 (244, I 6) zeigt die durch den Schnitt in ihrer vordersten Partie getroffene III. Kopfhöhle *III.K.H*, von welcher auf der linken Seite die Urwirbel- und Sklerotompartie sich bis zur Chorda (*Ch*) hinzieht, über den Circulus cephalicus-Hälften (*Cr.ceph*). Darüber beginnen bei *Md.H* die Mandibularhöhlen, von denen aus Mesenchym (*Mesench*) zur späteren Schädelbildung ausgegangen ist. *Trig* Trigeminusanlage.

Fig. 11. (244, I 11.) Schnitt durch die Mandibularhöhlen, von denen Sklerotom- und Urwirbelabschnitte vom inneren Winkel zur Chorda sich erstrecken. Bei *Mesect* Mesectoderm und Trigeminusbildung.

Fig. 12—15 (244, II 1, II 12, III 2, III 9) zeigen dasselbe, d. h. den ursprünglichen, aber jetzt gelösten Zusammenhang der Urwirbel bildenden Zellen mit der Chorda auf der ganzen Ausdehnung der Mandibularhöhle: dieselben finden sich an derjenigen Stelle der Mandibularhöhlenwandung, aus welcher die Fasern des vorderen Theiles des M. rectus externus hervorgehen.

Fig. 16. (244, III 13.) Auf diesem Schnitt wird bei *Praem.H* die Prämandibularzellmasse angeschnitten, dicht daneben liegt die Spitze der Chorda.

Fig. 17 u. 18 (244, IV 1 u. 3) zeigen beide die mittlere Partie Zwischenplatte) der Prämandibularzellmasse.

Fig. 19 u. 20 (245, I 1 u. 5) zeigen die Prämandibularzellmasse in voller Ausdehnung mit den seitlichen Höhlen; darüber noch die letzten Wandungsreste der Mandibularhöhlen (*Md.H*, darüber und daneben Mesectoderm.

Fig. 21 (245, I 9) zeigt die vorderste Partie der eigentlichen Prämandibular-

höhle und darüber den Anschnitt der Platt'schen Kopfhöhle (*Pl*) umgeben von Mesectodermzellen.

Fig. 22 (245, II 5) zeigt einen Durchschnitt durch die mittlere Partie der Platt'schen Kopfhöhle, umgeben von Mesectoderm. Von der eigentlichen Prämandibularhöhle zeigt dieser Schnitt nichts mehr.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch Prämandibularhöhle und Platt'sche Kopfhöhle eines Embryos von 5,5 mm Länge. XXVI 131, III 8. Vergr. 160.

Tafel 11.

Alle Abbildungen gehören zu *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge. XXVI 284. Vergr. 95.

Diese Abbildungen eines Embryos, dessen Medullarplatten eben erst anfangen, sich zur Rohrbildung aufzurichten, sollen die Einheit des Mesoderms darstellen, von den Occipitalsomiten angefangen bis nach vorn zur äußersten Spitze der Prämandibularzellmassen in Fig. 8 u. 9. Auch zeigen sie deutlich die Zusammengehörigkeit der vorderen seitlichen Partien der Mandibularhöhle (Fig. 1—4) mit den in derselben Querebene liegenden centralen Abschnitten der Prämandibularzellmasse (Fig. 8 u. 9). *Inf* Infundibulumgegend. *Med.F* Aufrichtungsfalte der medullaren Kopfplatten und des Ectoderms. *Praem.II* Prämandibularzellmasse. *Ch* Chorda. *Md.H* Mandibularhöhle. *III.K.H* Abschnitt der III. Kopfhöhle. *D* Darm, dessen Fortsetzung in die Prämandibularzellmasse nicht farbig angedeutet ist, weil es unsicher bleibt, welche Zellen daselbst als reine Entodermzellen aufzufassen bleiben.

Fig. 1 (III 11) zeigt in den Seitenplatten der Mandibularhöhle verbindende Querbrücken, wie bei *Torpedo*. Dasselbe auch bei

Fig. 2 u. 3 (III 13 u. 15).

Fig. 4 u. 5 (IV 1 u. 4) zeigen den Übergang der Seitenplatten zu den Urwirbelbezirken der Mandibularhöhle und den Anfang der III. Kopfhöhle bis zu den vordersten Occipitalwirbeln.

Fig. 6 u. 7 (IV 8 u. 10) zeigen den Beginn der Prämandibularzellmasse und den Urwirbelbezirk der Mandibular-, III. Kopfhöhle und aller vorderen Somite bis zu den vordersten Occipitalsomiten. Alles ist zu einer gemeinsamen Bildung verschmolzen.

Fig. 8 (IV 12) gleich Fig. 6 u. 7.

Fig. 9 (V 2) zeigt die mediane Sagittalebene mit der Prämandibularzellmasse (*Praem.H*) und der aus ihr caudalwärts hervorgehenden Chorda *Ch*). Bei *Inf* die Einsenkung des späteren Infundibulums.

Fig. 10 u. 11. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge (XXVI 299, IV 4 u. 6) zur Darstellung der zwischen Mandibular- und Occipitalsomiten befindlichen Mesodermpartien, aus welcher die Unmöglichkeit hervorgeht, innerhalb derselben eine so oder so bestimmte Zahl von Somiten mit Sicherheit erkennen zu wollen, wie es Hoffmann (Morph. Jahrb. XXIV pag. 249 Taf. III Fig. 19) versucht und abbildet, oder aber die ganze Strecke als ungegliedert anzusehen. Vergr. 95.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,75 mm Länge. XXVI 269, IV 15. Vergr. 95.

Dieser Schnitt zeigt, wie eng die Elemente der III. Kopfhöhle mit den dahinter folgenden Mesodermpartien zusammenhängen, eine Begrenzung der III. Kopfhöhle nach hinten erscheint unmöglich.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,5 mm. XXVI 283, II 2 + 4. Vergr. 95.

Ähnlich wie Fig. 12 zeigt auch diese Figur die Verschmelzung der Elemente der III. Kopfhöhle mit den dahinter liegenden prootischen Mesodermabschnitten.

Fig. 14—18. Horizontalschnitte durch den Kopfabschnitt eines Embryos von 2 mm Länge (XXVI 324, IV 14, 15, 17, 18, 20). Vergr. 95.

Zeigt die Occipitalsomite mit den sich daran schließenden vorderen Mesodermpartien bis incl. die Mandibularhöhle. Auch hier dürfte es nicht gelingen, bestimmte somitische Gliederungen anzugeben, wie es Hoffmann beschreibt und abbildet — worauf sich u. A. Koltzoff bezieht als auf eine Widerlegung meiner Auffassung der Vorderkopfsomite als polymerischer Gebilde. Bilder, wie Hoffmann sie a. a. O. bringt, giebt es nicht: die auf der vorliegenden Tafel gebotenen entsprechen der Wirklichkeit und sind von allem hineingetragenen Schematismus völlig frei.

Tafel 12.

Fig. 1—12 gehören zu Embryonen von *Scyllium canicula*.

Fig. 1—6. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge. XXVIII 479. Vergr. 130.

Fig. 1 (479, II 2—4). Der Schnitt geht durch die Prämandibular-, die Mandibular- und die sog. III. Kopfhöhle. Von der Mandibularhöhle hat sich eine beträchtliche Mesenchymwucherung (*Mesench*) in die Sattelbeugung abgesondert. Der Mandibularschlauch *Md.Schl* wird vorn und hinten von Mesectodermzellen (*Mesect* begleitet, ebenso der Hyoidschlauch (*Hy.Schl*.

Fig. 2 (479, II 6) zeigt den Zusammenhang der III. Kopfhöhle mit den davon untrennbaren Elementen der IV. Somite, ebenso die

Fig. 3—6 (479, II 7, 8, 9, 10), bei denen zu bemerken, dass die Stellung der Schnitte auf der Tafel aus Versehen verschoben ist, so dass Fig. 6 vor Fig. 4 u. 5 steht. Diese Abbildungen sollen wieder die Unmöglichkeit darthun, feste und bestimmte Urwirbelgliederung im Vorderkopf auch der Squaliden nachzuweisen: die Mesodermmasse ist so zusammengedrängt, dass man eben nur den Eindruck gewinnt, es hätten einstmals Urwirbel bestanden, die aber jetzt in ihren Grenzen verwischt und verschmolzen seien. Jedenfalls erkennt man die Spuren einer Vielheit der Somite.

Fig. 7 u. 8. Sagittalschnitte eines Embryos von *Scyllium canicula* von 5,5 mm Länge. (XXXVII 483, IV 4 u. 8.) Vergr. 130.

Fig. 7 zeigt oberhalb der eigentlichen Prämandibularblase zwei kleinere Blasen (*Pl*), welche offenbar Reste der Platt'schen Kopfhöhle vorstellen, die auch auf vielen anderen Exemplaren der *Scyllium*-Embryonen zu erkennen sind.

Fig. 8 zeigt die Erweiterung der Mandibularblase in den Mandibularschlauch hinein.

Fig. 9. Sagittalschnitt eines Embryos von *Scyll. canicula* von 6 mm Länge (XXXVII 482, II 5), zeigt, wie die sog. III. Kopfhöhle caudalwärts mit dem Hyoidschlauch, frontalwärts — ebenso wie auf Fig. 8 — mit dem Mandibularschlauch zusammenhängt. Bei *Pl* finden sich wieder die Reste der Platt'schen Kopfhöhle. Auf der Abbildung sind das Gangl. Gasseri (*G.G*) und das G. facialis (*G.fac* nur in den Umrissen punktirt. Vergr. 130.

Fig. 10. Sagittalschnitt eines Embryos von *Scyllium canicula* von 5 mm Länge (XXXVII 480, II 5 + 6 + 9). Vergr. 130. Zeigt sowohl die Composition der III. Kopfhöhle, als auch die über der Prämandibularhöhle liegenden mit ihr in zelligem Contact stehenden Reste der Platt'schen Kopfhöhle.

Fig. 11 u. 12. Sagittalschnitte durch einen Embryo von *Scyll. canicula* von 3,5 mm Länge. XXXVII 484, II 8 u. II 20 + III 3. Vergr. 130.

Fig. 11 zeigt die ursprüngliche Composition der Mesodermpartie, welche die Occipitalsomite mit der III. Kopfhöhle verbindet: sie deutet die Zusammensetzung aus einer unbestimmbaren Zahl von Urwirbelanlagen an.

Fig. 12 zeigt die Mandibularhöhle und den Anschnitt der Platt'schen Kopfhöhle: die Prämandibularhöhle liegt unterhalb derselben, ist aber nicht mehr auf diesem Schnitt zu sehen.

Fig. 13 u. 14. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus*.

Fig. 13. Embryo von 8 mm Länge XXXVI 83, II 8—10. Vergr. 130. Zeigt III. Kopfhöhle und Mandibularhöhle in etwas schräg gefallenem Sagittalschnitt; vor der Mandibularhöhle der Anschnitt sowohl der Prämandibularhöhle wie der Platt'schen Kopfhöhle.

Fig. 14 zeigt einen Sagittalschnitt durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXVI 73, I 17). Mandibular- und III. Kopfhöhle sind zu einem gemeinsamen Hohlraum verschmolzen. Vergr. 130.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Heptanchus cinereus* von 7,5 mm Länge (XXV 42, III 1—4), zeigt die III. Kopf-, die Mandibular-, Prämandibular- und die Platt'sche Kopfhöhle. Vergr. 130.

Fig. 16—18. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Acanthias vulgaris*.

Fig. 16*a* u. *b*. Schnitte durch einen Embryo von 6,3 mm Länge. (XXVI 249, III 1 u. 7.) Vergr. 95. Schnitte durch die vorderen Kopfhöhlen: *a* näher der Mittellinie, *b* lateralwärts, so dass die ganze Platt'sche Höhle getroffen wird.

Fig. 17. Schnitt durch einen Embryo von 4,5 mm Länge. (XXVI 246, III 13 + 14.) Schnitt näher der Mitte, trifft die Prämandibularhöhle (*Praem.H*), die innere Wandung der Mandibularhöhle *Md.H* und die III. Kopfhöhle mit den sich daran schließenden Mesodermpartien. Vergr. 95.

Fig. 18. (246, III 9. Schnitt durch denselben Embryo weiter lateral; die Prämandibularhöhle ist gerade noch getroffen, die Platt'sche Höhle aber in ganzer Länge an ihrer inneren Wandung. Vergr. 95.

Tafel 13.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* von 9 mm Länge. (XXXIV 898, II 8.) Dieser Schnitt zeigt die drei vorderen Kopfhöhlen. Prämandibular- (*Praem.H*), Mandibular- (*Md.H*), III. Kopfhöhle der Autoren (*III.K.H*), und bei *Md.Schl* die cellulare Verbindung des Man-

dibularschlauches (Adductor mandibulae) mit der Prämandibularhöhle, welche Verbindung auch auf dem anderen Antimer desselben Embryos sich wiederholt. Vergr. 130.

Fig. 2—4. Sagittalschnitte durch die Prämandibularhöhle eines *Pristiurus*-Embryo von 6 mm Länge. (XV 717.) Vergr. 190.

Fig. 2. (XV 717, II 2.) Der Schnitt liegt nicht weit von der Medianebene, ist etwas schräg gefallen, so dass er zwar die Chordaspitze *Ch* zeigt, welche in die Zwischenplatte der Prämandibularhöhle einmündet, bei *Mesect* vorn aber etwas mehr seitlich die Mesectodermzellen getroffen hat, welche die Platt'sche Kopfhöhle umgeben.

Fig. 3. (717, II 8.) Dieser Schnitt liegt weiter von der Medianebene ab und zeigt vorn bei *Pl* das vorderste Ende der Platt'schen Kopfhöhle, bei *x* eine Höhle, welche von Mesectodermzellen herrührt.

Fig. 4. (717, II 13.) Lateral gelegener Schnitt, der die in Auflösung begriffenen, die Platt'sche Kopfhöhle (*Pl*) repräsentirenden vorderen Zellen der Prämandibularhöhle *Praem.H* darstellt.

Fig. 5—7. Sagittalschnitte durch die Prämandibularhöhle und die Platt'sche Kopfhöhle eines *Acanthias*-Embryos von 11 mm Länge. (XXVI 261.) Vergr. 130.

Fig. 5. (261, III 5.) Der Schnitt geht durch den seitlichen Theil der Prämandibularhöhle und durch die Platt'sche Kopfhöhle *Pl*. Von letzterer ist der obere Theil in der Mitte durchschnitten, der untere an der äußeren Wandung getroffen. Die Prämandibularhöhle ist nur vor und hinter der Platt'schen Höhle angeschnitten.

Fig. 6. (261, III 1. Der Schnitt liegt näher der Mitte der Prämandibularhöhle; die Platt'sche Kopfhöhle ist nur an ihrem oberen Ende und an ihrer untersten Spitze *Pl*$_1$ getroffen. Vergr. 130.

Fig. 7. Situationsbild der beiden vorhergehenden Schnitte. (261, III 1.) Vergr. 20.

Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Prämandibularhöhle eines Embryos von *Torpedo ocellata* von 10 mm Länge. (XXXVIII 60, III 1. (*α*) die vordere Abtheilung, aus welcher die Musculi rectus superior, inferior und internus hervorgehen, (*β*) die mittlere Abtheilung, welche zur Zwischenplatte führt, (*γ*) die untere Abtheilung, aus welcher der M. obliquus inferior entsteht. Bei *Md.H* trifft der Schnitt die Mandibularhöhle an der Zone, aus welcher der R. externus hervorgeht. Vergr. 160.

Fig. 9. Desgleichen von einem Embryo von von 12 mm Länge. (XXXIX 639, III 4. Bei *x* Verdickung der zum M. obliquus inferior werdenden Ausstülpung. Vergr. 160.

Fig. 10. Desgleichen von einem Embryo von 11 mm Länge. (XL 720, IV 6.) Der Schnitt trifft mehr die Außenseite, so dass die Abtheilung *γ* wie eine gewölbte Schale erscheint. Vergr. 160.

Fig. 11. Desgleichen von einem Embryo von 9 mm. (XL 710, II 2.) Die Abtheilung *β* zeigt sich viel ausgebildeter. Vergr. 160.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines *Acanthias*-Embryos von 6,3 mm Länge. (XXVI 250, I 1. Vergr. 160.

Die Kopfbeuge mit der Chordaspitze (*Ch*), welche in die Zwischenplatte (*Praem.Zw*) dringt. Die Mundöffnung ist noch nicht durchgebrochen, Entoderm und Ectoderm stoßen auf einander.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines *Pristiurus*-Embryos von 4,5 mm Länge. XV 535, II 3 u. 4. Vergr. 210. Unregelmäßige Bildung der Chordaspitze.

Fig. 14. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 7 mm Länge. XV 716, II 6. Vergr. 210.

Fig. 15. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 5,5 mm Länge. XXXIV 762, I 1 u. 2. Vergr. 210.

Fig. 16. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 4,5 mm Länge. XXXIV grau 12, II 20. Vergr. 210.

Fig. 17. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 4 mm Länge. XXXIV grau 1, IV 3 u. 4. Vergr. 210.

Tafel 14.

Fig. 1—3. Horizontalschnitte durch einen 16 mm langen Embryo von *Heptanchus cinereus* XV 54, um den Antheil der Mandibularhöhle an der Bildung des M. rectus externus zu demonstriren.

Fig. 1. I 4. Schnitt durch den oberen dorsalen Theil der Mandibularhöhle. Vergr. 130.

Fig. 2. Schnitt durch den mittleren Theil der Mandibularblase. Vergr. 130.

Fig. 3. Combinirtes Situationsbild der beiden Schnitte. Vergr. 20.

Obl.sup Obliquus superior, *R.ext.III.Kopfh* Rectus externus, wie ihn die III. Kopfhöhle herstellt auf Fig. 1, *R.ext* auf Fig. 2 aus Zellen der inneren Lamelle der Mandibularhöhle herstammend, *Trig* Zellen der Verbindungscommissur zwischen Ganglion Gasseri und G. ciliare *G.cil*, *Md.H* Mandibularblase, bei *Heptanchus* von besonderer Ausdehnung.

Fig. 4—9. Schnitte durch Embryonen von *Scyllium canicula*, um die aus der Mandibularhöhle herstammende vordere Portion des M. rectus externus zu demonstriren.

Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von 16 mm Länge. XXXV 37, II 5. *Oc* Wand der Augenblase, *Sel* Anlage der Sklera, *R.ext* die beiden Theile des Rectus externus, deren vorderer, der Sklera näher gelegener aus der Mandibularhöhle stammt, während der hintere den vordersten Theil des aus der III. Kopfhöhle stammenden bildet, *G.g* Ganglion Gasseri. *G.cil* Schnitt durch die Wurzel des G. ciliare. Vergr. 130.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 16 mm Länge. XXXV 17, III 1. *V.H* Vorderhirn, *N* Nasengrube, *Oc* Auge, *Md.H* Mandibularhöhle, deren Lumen auf ein Minimum reducirt ist, die dem Auge zugewendete Wandung producirt die Muskelfasern des R. externus, *Md.Schl.Add.m* der Mandibularschlauch bereits in Umwandlung zum Adductor mandibulae, *G.g* Ganglion Gasseri, *G.fac* Ganglion facialis mit den Theilstücken des N. ophthalmicus superficialis und buccalis. Vergr. 45.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von 13 mm Länge. XXXVII 469, II 14. Der Schnitt geht der Länge nach durch die schon sehr verengerte Mandibularhöhle *Md.H*, welche aber noch im Zusammenhang mit der oberen Spitze *Obl.sup* steht, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht. Der inneren, hier vorderen Wandung

der Mandibularhöhle ist die Verdickung *R.ext* angehörig, welche den vorderen Theil des Rectus externus bildet. Vergr. 130.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von 15 mm Länge. (XXXVII 497, III 14.) Vergr. 47. Der Schnitt geht wiederum durch die noch mehr verengerte Mandibularhöhle, welche aber noch durch eine dünne Brücke sowohl mit dem Obliquus superior wie mit dem Adductor mandibulae in Zusammenhang steht. Die Verdickung der inneren vorderen Wand zum Bauch des Rectus externus hat sehr beträchtlich zugenommen, aber die dünne äußere hintere Wand besteht noch, was sich deutlicher erkennen lässt an

Fig. 8, die diesen Theil stark (480 mal) vergrößert zeigt. Bei *R.ext* sieht man den Rectus externus, *Md.H* zeigt den Rest der Höhle, *y* deren äußere, hier hintere einfach cellulare Wandung, *x* die Fortsetzung der Mandibularhöhle als dünnen doppelschichtigen Strang zum Obliquus superior, der auf dieser Vergrößerung nicht mit abgebildet ist. Vergr. 480.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines 17 mm langen Embryos (XXXVII 510, III 9 u. 10), welcher bei *R.ext* den durchschnittenen Rectus externus zeigt, wie er nach oben mit dem Obliquus superior, nach unten mit dem Adductor mandibulae noch im Zusammenhange steht, mithin nicht der III. Kopfhöhle angehören kann. Vergr. 47.

Fig. 10—19 gehören zu Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines 3 mm langen Embryos. (XXXVIII 81, II 4.) Das Medullarrohr hat sich bis auf die vorderste Partie geschlossen. *Neurop* Neuroporus. Bei *Sa* beginnt die Hirnbeuge. Die Prämandibularzellmasse (*Praem.H*) hat sich bereits etwas von der ursprünglich eingenommenen, bis an die Grenze, wo Medullarplatte und Ectoderm sich berühren, reichenden Ausdehnung zurückgezogen. Eine Grenze zwischen Prämandibularzellmasse und eigentlichem Darm (*D*) ist nicht zu erkennen. Vergr. 160.

Fig. 11, Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,7 mm Länge (XXXIX 621, II 17), zeigt, wie die Prämandibularzellmasse in die Länge ausgedehnt und durch das Vordrängen der Infundibulargegend abgeplattet, ja in ein hinteres (*Praem.II*) und vorderes (*Praem*$_1$) Stück geschieden wird. Vergr. 160.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,7 mm Länge (XXXIX 620, II 14), zeigt, wie die vordere Partie der Prämandibularzellmasse bis auf eine kleine, fast ganz in das Ectoderm eingequetschte Gruppe (*Praem*$_1$) verschwunden ist. Vergr. 160.

Fig. 13, Sagittalschnitt durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 76, II 5) zeigt eine vollkommene Trennung des vorderen (*Praem, Chiar*) von dem hinteren Theil der Prämandibularzellmasse; dieses vordere Stück bildet die von Chiarugi zuerst beschriebene Blase. Vergr. 160.

Fig. 14, Sagittalschnitt durch einen 4,3 mm langen Embryo (XXXIX 614, III 15), zeigt dieselbe Bildung (Chiarugi'sche Blase). Vergr. 160.

Fig. 15 zeigt die vordere Prämandibularzellmasse der vorigen Figur 440 mal vergrößert zwischen den Wandungszellen des Medullarrohres und des Ectoderms.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch einen 5 mm langen Embryo (XXXVIII 72, II 11), welcher die vordere Prämandibularzellmasse durch Wachsthum von der hinteren noch weiter entfernt zeigt. Vergr. 160.

Fig. 17—19. Querschnitte, um die Bildung des Chordaentoblasts, der Urwirbelanlage und des gesammten axialen Mesoderms in den jüngsten Stadien zu zeigen. XI 929, IV 9. 14, V 6. Vergr. 160.

Ch.Ent Chordaentoblast, *D* seitliches Darmentoderm, *Mes* Mesodermmasse, *x* Canal zwischen Darmentoblast, Mesoderm und Chordaentoblast. *Urw* Zellen, aus denen die Urwirbel sich herstellen. Vergr. 160.

Tafel 15.

Fig. 1—5 beziehen sich auf Embryonen von *Raja asterias*.

Fig. 1. Sagittalschnitt eines 7 mm langen Embryos. XXIV 353, III 9. Die Mandibularhöhle *Md.H* zeigt hier wie bei *Raja batis* und *Raja radiata* einen völligen Mangel jeder Blase: die Zellen sind aufgelöst und kaum von dem Mesenchym zu unterscheiden, das die Hohlräume unter dem Medullarrohr ausfüllt. Nur die Wandungen des Mandibularschlauches *Md.Schl*, welche den Adductor herzustellen haben, lassen eine geschlossene Ordnung erkennen. Die III. Kopfhöhle *III.K.H* zeigt gleichfalls keinerlei Blasenbildung, sondern nur näheres Zusammenstehen der sie ursprünglich bildenden Zellen, welche bereits einige Andeutungen von Faserbildung erkennen lassen. Die Prämandibularhöhle *PraemH.*, ist auf ihrer äußeren Circumferenz getroffen. Vergr. 190.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 20 mm oder mehr (die genaue Größe war nicht zu bestimmen, da der Schwanz abgebrochen; XXIV 525, V 1 u. 2. Der Schnitt zeigt die große Blase der Prämandibularhöhle *Praem.H*, mit welcher der Obliquus inferior *Obl.inf* noch in Zusammenhang steht. Bei *R.ext.Md.H* ist das Stück des Rectus externus durchschnitten, welcher aus den Zellen der Mandibularhöhle hervorgeht, das ventralwärts noch in bereits in Auflösung begriffenem *Md.H*$_2$ Zusammenhang mit dem aus dem Mandibularschlauch hervorgehenden Adductor mandibulae *Add.m*) steht, während dorsalwärts der Obliquus superior *Obl.sup* bereits von dem Hauptheil der Mandibularzellmasse sich losgelöst hat. *G.g* Ganglion Gasseri. *G.cil* Gangl. ciliare mit der es mit dem G. Gasseri verbindenden Commissur. Vergr. 190.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die andere Seite desselben Embryos XXV 526, IV 5—7, auf welcher der Zusammenhang des Rectus externus-Stückes der Mandibularhöhle mit dem Adductor mandibulae noch besser erhalten ist. Vergr. 190.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 11 mm Länge. XXV 370, III 2. Man erkennt in dem lockeren Zusammenhange der Mandibularhöhlenzellen den Zusammenhang mit der III. Kopfhöhle, dem Adductor mandibulae und dem Obliquus superior. Vergr. 190.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch denselben Embryo etwas mehr seitlich XXV 370, II 14, um den Zusammenhang der Zellen des Mandibularschlauches *Add.m* im Gegensatze zu denen der eigentlichen Mandibularhöhle auf Fig. 1 u. 4 dieser Tafel zu zeigen. Vergr. 190.

Fig. 6—20 beziehen sich auf Embryonen von *Scymnus lichia* von 12,5 mm Länge und sollen die äußere Gestalt und Lagerung der Mandibular-, Prämandibular- und Platt'schen Kopfhöhle illustriren. Vergr. 47.

Fig. 6—14. Horizontalschnitte, welche aber zufolge der Kopfbeuge den Vorderkopf als Querschnitte treffen. XXI 11. Vergr. 47.

Fig. 6. II 9. Der Schnitt trifft die Mitte der Mandibularhöhle *Md.H*, außen von ihr verlaufen der Ramus maxillaris *R.max* und der Ramus mandibularis trigemini *R.mand*. *Oculom* Nervus oculomotorius, *Add.m* Adductor mandibulae, *G.cil* Ganglion ciliare, *Praem.H* Prämandibularhöhle, in der hinteren Wandung der Zwischenplatte angeschnitten, *Ch* letzte Spur der Chordaspitze.

Fig. 7. II 11. Buchstabenbezeichnung dieselbe. Bei *Inf* tritt die Kuppe des Infundibulum oberhalb der Mundspalte in die Erscheinung.

Fig. 8. II 15. Bei *Praem.H* zeigt sich die Prämandibularhöhle als Blase auf jeder Seite, die Zwischenplatte ist nicht mehr zu sehen.

Fig. 9. II 17. Bei *Pl* wird auf der rechten Seite die Platt'sche Kopfhöhle angeschnitten.

Fig. 10. III 3. Die Platt'sche Kopfhöhle *Pl* zeigt sich auf beiden Seiten. Bei *Md* ist der Eingang der Mundspalte gegeben, die Umgrenzung des dreieckigen Hohlraums mit den ausgezogenen Winkeln ist aber überall ectodermatisch.

Fig. 11. III 9. Die Platt'sche Kopfhöhle zeigt kleinere Abspaltungen auf beiden Seiten. Bei *Oc* ist das Auge getroffen.

Fig. 12 III 11 wie oben.

Fig. 13 III 12 dessgleichen.

Fig. 14 III 14 dessgleichen.

Fig. 15—19. Querschnitte durch einen Embryo von gleichfalls 12,5 mm Länge, welche wiederum der Kopfbeuge halber als Horizontalschnitte durch den Vorderkopf erscheinen. XXXI 14. Vergr. 47.

Fig. 15. (IV 13.) Der Schnitt geht durch die beiderseitigen Mandibularhöhlen *Md.H*, durch die Kuppe der Zwischenplatte *Praem.Zw*, und durch die Kuppe der Platt'schen Kopfhöhle. *Oc* Augenblase, *L* Linse.

Fig. 16 IV 19 wie oben, der Schnitt trifft die Zwischenplatte und die beiderseitigen Prämandibularhöhlen.

Fig. 17 V 3 wie oben.

Fig. 18 V 7 wie oben.

Fig. 19 V 9 wie oben. Bei *D* die Kuppe des Darmes, bei *Hyp* das Ectoderm der Kopfbeuge, wo später die Hypophyse entsteht.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch einen dritten Embryo von 12,5 mm Länge. XXXI 19, II 17.) Vergr. 47. Die Mandibularhöhle ist ausgezaekt, weil ihre Ausdehnung durch die umliegenden Theile, Haut und Ganglion Gasseri, gehindert wird. Der Schnitt trifft die Prämandibularhöhle an der Seite.

Tafel 16.

Alle Figuren beziehen sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata*, zur Illustration der Lagerungsbeziehungen der Prämandibularhöhlen.

Fig. 1 u. 2. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 3,2 mm Länge. XXXIII 255, III 15 u. 9. Vergr. 45. Fig. 1 zeigt einen seitlichen, Fig. 2 den medianen Längsschnitt.

Fig. 3—5. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 32, II 3, 6, 12.) Die Schnitte folgen sich von der Seite zur Mitte. Vergr. 45.

Fig. 6—8. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. (XXXVIII 22, III 2, 4, 8.) Die Schnitte treffen hauptsächlich die Zwischenplatte der Prämandibularhöhle und zeigen ihre Beziehungen zu den Blutgefäßen, dem Entoderm, der Hirn- und Kopfbeuge. Vergr. 45.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 8 mm Länge. (XXXVIII 380 III 12. Der Schnitt zeigt das Aufsitzen eines seitlichen Theils der Zwischenplatte auf dem Ectoderm der Kopfbeuge (vgl. auf derselben Tafel Fig. 17 u. 22). Vergr. 45.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 13 mm Länge. (XXXVIII 168, II 13 u. 14.) Der Schnitt trifft die Stelle des seitlichen Zusammenhangs der Zwischenplatte mit dem Ectoderm der Kopfbeuge, wo bereits der Anfang zur Differenzirung der Hypophyse gemacht ist. Vergr. 45.

Fig. 11 u. 12. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 147, II 18, 24), welche aber zufolge der Kopfbeuge für den Vorderkopf als Querschnitte erscheinen. Vergr. 45.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch einen Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 99, IV 14 u. 15.) Der Schnitt geht mitten durch die Zwischenplatte mit ihren verschiedenen Höhlen; daneben liegen die Mandibularhöhlen und deren ventraler Schlauch. Vergr. 45.

Fig. 14—16. Querschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. (XXXIX 555, III 11, 15, 21. Die Prämandibularhöhle mit der Zwischenplatte ist im ersten Schnitt Fig. 14 getroffen, an die Zwischenplatte schließt sich die entodermale Partie *D* an, welche zwischen ihr und dem eigentlichen Darm die Verbindung festhält und auf Fig. 15 in letzteren übergeht. *Hyp* das Ectoderm der Kopfbeuge, aus dem die Hypophyse hervorgehen soll; *Sin.ceph* der große Sinus cephalicus. Vergr. 45.

Fig. 17. Horizontalschnitt eines Embryos von 9 mm Länge (XXXVIII 118, I 12 u. 13), zeigt die weit offene Zwischenplatte nebst ihrer beiderseitigen Verbindung mit dem Ectoderm der Kopfbeuge, aus welchem die Hypophyse entsteht. Vergr. 45.

Fig. 18—22. Querschnitte eines Embryos von 12 mm (XXXVIII 268, VII 4, 9, 10, 11, 14 u. 15), stellt wiederum die Zwischenplatte dar, welche auf einer Seite durch einen mit deutlichem Hohlraum versehenen Schlauch mit dem Ectoderm der Kopfbeuge in Verbindung steht; der Schlauch ist durch den Buchstaben *Z* bezeichnet. Vergr. 45.

Inhaltsangabe.

23. Studie. **Die Mandibular- und die III. Kopfhöhle der Autoren bei den Selachiern** pag. 1—116).

a. *Torpedo marmorata* (1—30). Andeutung von Somitbildung im Vorderkopf, Einflüsse, welche sie zurückdrängen (1). Seltenheit der Embryo-

nen (2). Spuren einer Metamerisation bis an die vorderste Spitze des Kopfes, unvollkommene Theilung (3—4). Verschmelzung, Rabl's Argumente unzureichend (4). Topographische Verhältnisse jüngster Embryonen (4). Componenten der Kopfbeuge, Rohrbildung der Medullarwülste und Kopfplatten (4). Beugung der Bodenplatte derselben (5). Berührung, event. Verschmelzung des vordersten Entoderms mit dem ventralen Ectoderm (7). Raumbeschränkung im Vorderkopf (7). Vermuthung über frühere Zustände des Vorderkopfmesoderms (8). Gründe für das Zusammendrängen desselben (8). Reste von Urwirbelstructur (9). Krümmung der Mandibularhöhlen (10). Verkürzung der Seitenplattenabschnitte (10). Ventraler Antheil derselben, Differenzirung des M. obliquus superior (11). Verschmelzung der Seitenplatten beider Antimeren auf der ventralen Seite (11). Beginn der Kiemensackausstülpung im Entoderm und seine Folgen für die Topographie des Mesoderms (12). Zusammendrängung der Seitenplatten (13). Eintritt der eigentlichen Kopfbeuge (13). Knickung des ventralen Ectoderms (13). Kopfbeuge schreitet vor, spitzwinklige Knickung des Ectoderms, Umbiegen der Chordaspitze (14). Entgegengesetzte ventro-dorsale Beugung der ventralen Theile durch die Kopfbeuge (15). Nichtexistenz einer Mundbucht, Scheitelpunkt der Kopfbeuge, Hypophyse (16). Vorderrand des Mandibularbogens ursprünglich ventral, desshalb nicht den hinteren Visceralbögen gleichwerthig (16). Andeutung der Halbcanäle des Mandibularbogens (17). Hintere prootische Mesodermabschnitte (19). Keine eigentliche Grenze zwischen pro- und metaotischen Segmenten (19). Traditionelle Annahme von zwei Somiten zwischen Ohrblase und sog. III. Kopfhöhle (20). Größere Zahl bei *Torpedo*, wahrscheinlich sechs zwischen Ohrblase und Mandibularhöhle (21). Seitenplatten derselben theils zum Mandibularbogen, theils zum Hyoidbogen gehörig (21). Ursprung der Prämandibularzellmasse (22). Ihre Lageveränderung beim Eintreten der Kopfbeuge (23). Zusammenlaufen dorsaler und ventraler Theile in derselben (23). Vermuthung über ihre frühere Configuration (24). Unpaarwerden ursprünglich paariger Gefäße, Sinus cephalicus, Anlage und ursprüngliche Vertheilung der Kopfgefäße (25). Weitere Differenzirung der Myotom- und Seitenplattenmuskulatur (26). Allmähliche Auflösung der Halbcanäle zur Bildung des Kaumuskels (28). Umbildung der Myotomabschnitte der Mandibularhöhle zum Rectus externus (28). Morphologisches Gesammtergebnis dieser Umbildungen (29).

b. *Torpedo ocellata* (30—48). Habitusunterschiede der beiden *Torpedo*-Arten (30). Mandibularhöhle von Anfang an lockerer gefügt (31). Größere Selbständigkeit der Seitenplattencanäle (32). Umformung ihres ventralen Abschnittes zur Y-Gestalt (34). Verlauf der beiden Y-Äste (34). Varianten dieser Y-Bildung (35). Zusammenfassung der umgestaltenden Einflüsse auf die Beschaffenheit der Mandibularhöhlenwandungen (36). Nicht-Homologie des Adductor mandibulae mit den Adductores der anderen Visceralbogen (37). Weitere Umgestaltungen der Mandibularhöhle (37). Composition des Obliquus superior (38). Partielle Auflösung der hinteren Somite der Mandibularhöhle, ihre Antheilnahme an der Bildung des Rectus externus (38). Der Auflösungsprocess umfasst im Wesentlichen die Halbcanäle, der Adductor mandibulae entsteht ausschließlich aus den ventralen Theilen der Seiten-

platten (41). Die Betheiligung der die III. Kopfhöhle repräsentirenden Somite an der Bildung des Rectus externus, von hinten nach vorn vorschreitender Auflösungsprocess der den Rectus externus bildenden Somite (42). Erörterung der Frage, ob die Faserbildung des Rectus externus nur an der proximalen Urwirbellamelle stattfinde (44). Specielleres über die Rectus externus-Bildung bei *T. ocellata* (45). Der Abducens innervirt auch den aus der Mandibularhöhle hervorgehenden Theil des Rectus externus (47). Höhe des vorderen Theiles des Muskels (47).

c. *Scyllium canicula* (48—59). Unterschiede zwischen den Bildungen bei *Torpedo* und *Scyllium* (48). Sind die Verhältnisse der Mandibularhöhle bei *Torpedo* oder bei *Scyllium* ursprünglicher? Unmöglichkeit fester Grenzbestimmungen für die VAN WIJHE'schen prootischen Somite (51). Wahrscheinlichkeit, dass die einheitliche Blase der III. Kopfhöhle nicht ursprünglich sei (52). Hieraus folgende Wahrscheinlichkeit, dass auch die einheitliche Blase der Mandibularhöhle nicht ursprünglich sei (55). Entwicklung des Obliquus superior (57). Entwicklung des Rectus externus aus Elementen der Mandibularhöhle (57). Bemerkungen über den Adductor mandibulae (59).

d. *Scyllium catulus* (59—65). Größere Ähnlichkeit als bei *Sc. canicula* mit den Bildungen von *Torpedo* (59). Zusammenfließen der Lumina der Mandibular- und III. Kopfhöhle (61). Zurückweisung der Annahme, die Elemente der III. Kopfhöhle wüchsen behufs Bildung des Rectus externus an der Mandibularhöhle entlang zum Auge (63).

e. *Pristiurus melanostomus* (65—70). Ähnlichkeit der Kopfhöhlenbildung bei allen Squaliden (65). Varianten derselben bei *Pristiurus* (66). *Pristiurus* im Allgemeinen ein ungünstiges Object zur Feststellung typisch verlaufender Vorgänge der Entwicklung (69).

f. *Mustelus laevis* (70—75). Gelegentliche Verschmelzung der Mandibular- und III. Kopfhöhle (71). Ihre weiteren Differenzirungen; ventrale Communication des Mandibularschlauches mit der Hyoidhöhle (72). Trennung des Mandibularschlauches von der Mandibularhöhle (73). Das Hervorgehen des Rectus externus aus Theilen der Mandibularhöhlenwandung (74).

g. *Mustelus vulgaris* (76). Ähnlichkeit der Bildungen mit denen von *M. laevis*. Varianten. Ventrale Verbindung des Mandibularschlauches mit dem Hyoidschlauche (76).

h. *Acanthias vulgaris* (76—81). Unvollkommene Trennung der Urwirbel zwischen Occipital- und Mandibulargegend (76). Mangelnde Stadien für die Untersuchung, unrichtige Angaben HOFFMANN's über die Segmentation des Mesoderms zwischen Mandibular- und Occipitalgegend (80). KOLTZOFF's hierauf beruhenden Argumente hinfällig (80).

i. *Galeus canis* (81—83). Geringes Material zur Untersuchung (81). Scheinbar einfachste Gliederung des Mesoderms im Sinne VAN WIJHE'scher Anschauungen (81).

k. *Heptanchus cinereus* (83—84). Unzureichendes Material für genauere Feststellungen (83). Querbalken in der III. Kopfhöhle. Rectus externus-Bildung der Mandibularhöhle (84).

l. *Scymnus lichia* (85—87). Mangelnde Stadien anfänglicher Entwicklung: Ähnlichkeit mit *Heptanchus* (85).

m. *Raja batis* (87—96). Bisheriges Unbekanntsein der Mesodermverhältnisse bei *Raja*-Embryonen (87). Unterschiede von Squaliden und *Torpedo*. Dotterhaltige Zellen (89). Andeutung von Somitbildung im Vorderkopf (89). Keine Mandibularblasenbildung, an ihrer Stelle eine schwammartige, hier und da zu Lacunen zusammentretende Zellmasse (90). Näherer Zusammenhang der Mandibular- und Prämandibularzellmassen (91). Keine Betheiligung von Mesectodermzellen an der Bildung der knorpligen Basis cranii (92). Die Kopfbeuge und die vermeintliche Mundbucht der Selachier (94). Lageveränderung des Mandibularschlauches (94). Nachträgliche Bildung einer vorderen kleinen Mandibularhöhle innerhalb des schwammigen Gewebes (95).

n. *Raja radiata* (96—101). Unvollkommene Theilung oder Verschmelzung der Occipitalsomite (96). Composition der Mandibular- und III. Kopfhöhle (97).

o. *Raja asterias* (101—105). Schwierigkeit der Conservirung. Frühzeitiges Verwischen der Somitgrenzen bis in den Occipitalbezirk hinein (101). Zerstreuung der Zellen, welche die Mandibular- und III. Kopfhöhle bilden sollen. Rectus externus (102), Obliquus superior (103), Bildung des Adductor und Spritzlochmuskels (104).

Erwägungen über die morphologischen Verhältnisse der Mandibularhöhle (106—114).

Van Wijhe's Auffassung der vorderen Kopfhöhlen als Exponenten je eines Somits wird durch die von *Torpedo* gebotenen Gebilde geschwächt (106). Sind die Verhältnisse der Squaliden oder die von *Torpedo* ursprünglicher? (107). Ungenügende Begründung der traditionellen Auffassungen. Rectus externus kein ausschließliches Produkt der sog. III. Kopfhöhle (108). Bei *Torpedo* findet sich keine einheitliche III. Kopfhöhle (109). Resultate der Vergleichung ontogenetischer Befunde des Vorderkopfmesoderms, besonders der III. Kopfhöhle. Wahrscheinlichkeit der Composition der Mandibularhöhle (110). Woher stammt die Blasengestalt der Kopfhöhlen? Die Froriep'sche Hypothese von der Excretionsfunction der Kopfhöhlen (113). Die Chiarugi'sche Blase (114).

24. Studie. **Die Prämandibularhöhle und ihre Derivate bei den Selachiern** (pag. 116—264).

a. *Acanthias vulgaris* (116—139). Wichtigkeit des Befundes bei *Acanthias*-Embryonen (116). Untersuchung der Querschnitte. Celluläres Gefüge am Vorderdarm (116). Chordaanlage (117). Dorsale Deckschicht und seitliche Darmwandung des Entoderms (118). Ursprung der Urwirbel bildenden Zellen. Chordaanlage der Prämandibularzellmasse verwischt sich (119). Beziehung der Prämandibularzellmasse zum Obliquus superior (122). Sagittalschnitte (124). Hypothese über die Bedeutung der Prämandibularzellmässe in ihren einzelnen Abschnitten (126). Vordere, abgeschnürte Theile der Prämandibularzellmasse (127). Mesectodermzellen vermischen sich mit den Derivaten derselben (128). Ursprung der Platt'schen Anterior head cavity. Weitere Entwicklung und Umlagerung derselben (129). Morphologische Bedeutung der hinteren Abschnitte der Prämandibularzellmasse (131). Differenzirung derselben (132). Untersuchung von Horizontalschnitten zum Nachweis der Urwirbelelemente innerhalb der Prämandibularzellmasse (133). Rückbildung derselben (135). Verschiebung der relativen Lagerung zwischen Platt-

scher und eigentlicher Prämandibularhöhle (136). Verbesserung der Angaben Hoffmann's (138).

b. *Scyllium canicula* (139—145). Befund auf Querschnitten jüngster Embryonen (139). Vorkommen der Platt'schen Kopfhöhle bei *Scyllium* (140). Sagittalschnitte etwas älterer Embryonen (153). Reste der Platt'schen Kopfhöhle bei fast allen Embryonen von *Scyllium* (144). Varianten der Zwischenplatte (144).

c. *Scyllium catulus* (145—151). Sagittalschnitte jüngster Stadien (145). Ectodermausstülpung, die an die Chiarugi'sche Blase bei *Torpedo* erinnert (147). Andeutung der Platt'schen Kopfhöhlen (147). Verhältnisse der eigentlichen Prämandibularhöhlen (149). Communication zwischen Mandibular- und Prämandibularhöhle (150). Unregelmäßigkeit im Tempo der Rückbildung der Zwischenplatte (151).

d. *Pristiurus melanostomus* 151—161). Befund bei Querschnitten jüngster Embryonen (151). Zeigt die Bildungen von *Acanthias*, aber sehr viel undeutlicher (152). Frühzeitige Auflösung der vordersten Partie der Prämandibularzellmasse (153). Chordaanlage innerhalb der Prämandibularzellmasse unterscheidbar (154). Zellen, welche die Platt'sche Kopfhöhle repräsentiren, Correctur Platt'scher und Hoffmann'scher Deutungen (155). Besondere Eigenthümlichkeiten in der Bildung des vordersten Theiles der Chorda (157). Communication der Mandibularhöhle mit der Prämandibularhöhle (160).

e. *Scymnus lichia* (161—167). Befund auf Sagittalschnitten (161). Beschreibung einer Variante (163). Befund auf Horizontalschnitten (164). Varianten (166).

f. *Heptanchus cinereus* (168—174). Befund bei einem Embryo von 7,8 mm Länge (168). Varianten in den Beziehungen der Platt'schen Kopfhöhle zur Prämandibularhöhle (169).

g. *Galeus canis* (174—175). Anomalien im Bau der Platt'schen Kopfhöhle. Völliges Fehlen derselben (174).

h. *Mustelus laevis* (175—178). Befund an Sagittalschnitten (175). Reste der Platt'schen Kopfhöhle. Andeutungen der Chiarugi'schen Blase. Eingepresste Entodermzellen des präoralen Darms im Ectoderm (177).

i. *Torpedo ocellata* (179—210). Rückert's und Swaen's Untersuchungen über den Ursprung des axialen Mesoderms (179). Eigene Forschungen darüber (180). Fortsetzung derselben Bildungsweise bis in den Vorderkopf. Befund auf Querschnitten (180). Befund auf Horizontal- und Keilschnitten (184). Auf Sagittalschnitten (187). Trennung der Prämandibularzellmasse in einen größeren hinteren und kleineren vorderen Abschnitt (188). Chiarugi'sche Blase. Gestaltung der eigentlichen Prämandibularhöhlen (189). Differenzirung eines mittleren, der Zwischenplatte, und zweier seitlicher Abschnitte, welche die Oculomotoriusmuskulatur liefern (192). Differenzirung der Zwischenplatte (194). Ihre Rückbildung (198). Ihr Zusammenhang mit dem Ectoderm (199). Ihre Auflösung (203). Differenzirung der eigentlichen Prämandibularhöhlen zu den Augenmuskeln (203). Obliquus inferior (205). Einfluss der Augenblase auf die Gestaltung der Prämandibularhöhlen (208). G. ciliare, N. ophthalmicus profundus, Rectus superior, internus und inferior (209).

k. *Torpedo marmorata* (210—214). Rückert's Anschauungen der Meso-

dermbildung (210). Befunde an späteren Stadien (211). Beziehungen der Zwischenplatte zum Ectoderm (211). Die Entwicklung der eigentlichen Prämandibularhöhlen gleicht der von *T. ocellata* (213).

l. *Raja batis* (214—221). Befund auf Sagittalschnitten (214). Beträchtlicher Umfang der Prämandibularzellmasse, Relative Größe der vorderen Somite, Chorda reicht in die Prämandibularzellmasse hinein, ist aber nicht unterscheidbar (215). Blasenbildung der Prämandibularhöhlen, Chordaspitze von der Zwischenplatte eingefasst, Communication der Mandibular- und Prämandibularhöhle (216). Hervorragende Größe der Prämandibularhöhlen (218). Lang ausgezogener Zusammenhang der Zwischenplatte mit dem Ectoderm der Hypophysenregion (220).

m. *Raja radiata* (221—224). Klare Gliederung des Kopfmesoderms (221). Großer Umfang der Prämandibularhöhlenblase (222).

n. *Raja asterias* (224). Übereinstimmung mit den Verhältnissen der andern *Raja*-Embryonen (224).

Erwägungen über die morphologische Bedeutung der Prämandibularhöhle (225—264).

Neal's Deutungen des Kopfmesoderms mit denen van Wijhe's übereinstimmend (225), seine Frage, ob die Kopfhöhlen überhaupt den Werth von Somiten haben, oder ob die vorderen Kopfhöhlen, wie Kupffer meint, Kiemensäcken entsprechen. Neal's Urtheil über meine in der 15. Studie geäußerten Ansichten über Metamerisation des *Torpedo*-Kopfes (226). Neal's Opposition gegen Rabl. Seine besondere Auffassung der Prämandibularhöhle (227). Zusammenfassung seiner Anschauungen (228). Gegenüberstellung meiner eigenen Auffassungen. Kupffer's Hypothese über die vorderen Kopfhöhlen auf unrichtige Untersuchungen des *Ammocoetes* gestützt (229). Gehört das axiale Mesoderm genetisch zu dem Entoderm als Urdarm oder ist es demselben nur eingelagert? (231). Die Cyclostomen als »primitive« Formen für besonders entscheidend gehalten (232). Sind Mandibular- und Prämandibularhöhlen nur je einem Somit gleichzustellen? (233). Je ein Myotommuskel soll den supponirten vorderen Kopfsomiten entsprechen; M. rectus externus keine ausschließliche Bildung der III. Kopfhöhle (234). Wie man sich die Insertion desselben am Augapfel erklärte; der Rectus externus polymer; seine Innervation durch den gleichfalls polymeren N. abducens (236). Ist der Obliquus superior als Myotommuskel anzusehen? (238). Killian's und Severtzoff's Ansichten über die Bedeutung der III. Kopfhöhle (239). Einflüsse der Hirn- und Kopfbeuge auf die Gestaltung der Mandibularhöhle (240). Severtzoff erblickt viscerale Elemente in der Mandibularhöhle (241). Miss Platt's Angaben über den Ursprung des Rectus externus (242). Gründe, auf welche sich die Auffassung polymerer Constitution der Mandibularhöhle stützt (244). Koltzoff's Erörterung dieser Probleme (245). Die ursprüngliche Vielzahl der zur Mandibularhöhle verschmolzenen Somite ist der allein zureichende Grund für ihren Umfang in frühen Embryonalstadien (248). Morphologische Bedeutung des Obliquus superior (248). Er ist kein Myotom-, sondern ein visceraler Muskel (250). Seine dorsale Lage durch die topographischen Veränderungen hervorgerufen, die aus der Kopfbeuge resultiren (251). Das Primum movens der Kopfbeuge bleibt einstweilen unaufgeklärt (252). Ist der Satz richtig,

dass ventrale Nerven nur Myotommuskulatur und Seitenhornnerven nur viscerale Muskeln innerviren können? (255). Zu welcher Classe von Muskeln gehören die aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden Augenmuskeln? (256). Irrthümliche Auffassung Kupffer's und ihre vermeintlichen Stützen (256). Miss Platt's und Neal's richtigere Angaben (257). Meine Erweiterung der Neal'schen Angaben (257). Wie verhält sich dieselbe zur Natur des Oculomotorius? Definitive Lösung dieser Frage noch unmöglich (258). Näheres Eingehen auf die Neal'sche Deutung der Prämandibularhöhle (259). Enthält die Prämandibularhöhle nur dorsales oder auch ventrales Mesoderm? (260). Anschauungen Koltzoff's und Froriep's über die Prämandibularhöhle und ihre Dependenzen (261).

Buchstabenerklärung (264).

Tafelerklärung (265).

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** in **Berlin N.W.,** Carlstraße 11.

In unserem Commissionsverlage ist erschienen:

Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels

als Veranlassung für

Vermehrung, Wachstum, Differenzirung, Rückbildung und Tod der Lebewesen

im Kampf ums Dasein

von

Dr. Carl F. Jickeli.

Herausgegeben

vom Siebenbürgischen Verein für Naturwissenschaften in Hermannstadt

zur Feier seines 50jährigen Bestandes.

1902.

Ein Band in gross-Octav von 16 und 353 Seiten mit 41 Abbildungen im Text.

Preis 10 Mark.

Eine hochbedeutende, gedankenreiche Arbeit, von gleicher Wichtigkeit für den wissenschaftlichen Zoologen und Botaniker, wie für den forschenden Mediciner.

Wir geben eine kurze Übersicht des Inhalts:

Einleitung (Herrschende Ansicht der Normal-Biologen über die Ursache der Teilung der Bionten. Ansichten der Pathologen. Übernährung nach Verletzungen. Virchow's Lehre vom Reiz. Einwendungen gegen Wachstumsreize — etc.). — Vermehrung von Bionten infolge ungünstiger Einflüsse. — Gewebswucherungen infolge ungünstiger Einflüsse (Alterserscheinungen. Hypertrophien, welche Atrophien vorausgehen. Durch Parasiten bedingte Gewebswucherungen. Symbiose. Transplantationen. Einwirkung abwegig in den Körper gebrachter oder daselbst abwegig gebildeter Stoffe. Geschwülste und Hypertrophien. Entzündung. Mechanische Verletzungen. Schädigende Einflüsse auf Eier und Embryonen. Quantitative Änderung der Stoffwechselfaktoren). — Unvollkommenheit des Stoffwechsels. — Entstehung des Geschlechtes. — Beschleunigung der Entwickelung. — Funktionelles und korrelatives Wachstum. — Niere und Haut. — Gestaltungsfülle des Ectoderms. — Geschlechtliche Zuchtwahl? Einfluss von Bionten gleicher Herkunft auf einander. — Verjüngung. — Differenzirung. — Rückbildung. — Grössenabnahme. — Ontogenetischer und phylogenetischer Tod. — Befruchtung, Kreuzung, Bastardirung. — Ontogenetische und phylogenetische Streiflichter. — Schluss (Neuerlicher Hinweis auf die Bedeutung der Abstammungslehre, der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl und der Zellenlehre. Einwände gegen Darwin. Einwände gegen Lamarck. Das Prinzip der Unvollkommenheit des Stoffwechsels wird diesen Einwänden gerecht und erklärt Thatsachen, die bis dahin eine Erklärung nicht gefunden hatten. Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Gewähr für das »wir wissen und werden wissen.«). —

Zahlreiche eingehende Kritiken, die den hohen Wert dieses Werkes würdigen, liegen vor.

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin N. W., Carlstraße 1.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrg. 1. Année	1.	**Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen — Épuisé.)
	2.	**Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3.	**Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M* — 75 Fr.
	4.	**Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5.	**Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M* — 31,25 Fr.
	6.	**Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	7.	**Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	8.	**Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M* — 7,50 Fr.
	9.	**Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M* — 100 Fr.
4. 5.	10.	**Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	11.	**Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
	12.	**Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M* — 50 Fr.
6.	13.	**Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	14.	**Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
7. 8.	15.	**Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	16.	**Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
9.	17.	**Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M* — 30 Fr.
	18.	**Enteropneusten,** v. J. W. Spengel. 1893. 756 S. m. 37 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
10—12.	19.	**Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M* — 187,50 Fr.
	20.	**Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
13.	21.	**Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
14—16.	22.	**Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
	23.	**Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
17.	24.	**Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
18.19.	25.	**Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. 80 *M* — 100 Fr.
	26.	**Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1900. 776 Seiten mit 24 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
20.	27.	**Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: **Non-calcareous Sponges,** by G. C. J. Vosmaer.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 *M*.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592	Seiten	mit	18	Tafeln	29 *M*	IX.	1889—91.	676	Seiten mit 25 Tafeln. 58 *M*
II.	1880—81.	530	»	»	20	»	29 *M*	Diese 9 Bände zusammen 441 *M* = 551,25 Fr.			
III.	1881—82.	602	»	»	26	»	41 *M*	X.	1891—93.	680	Seiten mit 40 Tafeln. 76 *M*
IV.	1883.	522	»	»	40	»	59 *M*	XI.	1893—95.	694	» » 24 » 58 *M*
V.	1884.	580	»	»	32	»	56 *M*	XII.	1895—97.	772	» » 34 » 72 *M*
VI.	1885—86.	756	»	»	33	»	58 *M*	XIII.	1898—99.	773	» » 13 » 43 *M*
VII.	1886—87.	748	»	»	27	»	56 *M*	XIV.	1900—01.	629	» » 18 » 44 *M*
VIII.	1888.	662	»	»	25	»	55 *M*	XV.	1902.	683	» » 30 » 65 *M*

XVI. Heft 1—3, 1903. Seite 1—441 mit 16 Tafeln. 35 *M*.

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

Zoolog. Jahresber. f. 1879. Pr. 32 *M*.	40,— Fr.	Zoolog. Jahresber. f. 1884. [illegible]	
» » » 1880. » 31 *M*.	38,75 Fr.	» » » 1885.	
» » » 1881. » 31 *M*.	38,75 Fr.		
» » » 1882. » 32 *M*.	40.— Fr.	Zoolog. Jahresber. für 1886—	
» » » 1883. » 34 *M*.	42,50 Fr.	Jahrg. (Bandes) 24 *M*. Chaque année 30 Fr.	

Autoren- und Sachregister zu den Berichten für 1886—1890. Preis 16 *M* — 20 Fr.

Autorenregister zu den Berichten für 1891—1900. Preis 12 *M* — 15 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M* — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

7098

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

17. BAND.

3. HEFT.

MIT 10 TAFELN UND 18 FIGUREN IM TEXT.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1905.

Ausgegeben den 10. November 1905.

Inhalt.

Seite

Korotneff, A., Zur Embryologie von *Pyrosoma*. (Mit Tafel 17—19 und 4 Textfiguren.) 295

Smith, Geoffrey, High and low Dimorphism. With an account of certain Tanaidae of the Bay of Naples. (With Plates 20, 21 and 13 figures in the text.) . . . 312

Lillie, Ralph S., The Structure and Development of the Nephridia of *Arenicola cristata* Stimpson. (With Plates 22—25 and one Textfigure.) 341

Smith, Geoffrey, Note on a Gregarine (*Aggregata inachi* n. sp.) which may cause the parasitic castration of its host (*Inachus dorsettensis*). (With plate 26.) . . . 406

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

R. Friedländer & Sohn in **Berlin N. W. 6,** Carlstraße 11.

In unserem Kommissions-Verlage ist soeben erschienen:

Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition

nach dem

Baikal-See

unter Leitung des Professors **Alexis Korotneff**
in den Jahren 1900—1902.

Erste Lieferung:

Die Oligochaeten des Baikal-Sees

monographisch bearbeitet von

Dr. W. Michaelsen
(Hamburg).

69 Seiten in gr. 4, mit 9 Abbildungen im Text.

Preis 8 Mark.

Das Werk wird aus einer Anzahl von Monographien bestehen, welche in möglichst rascher Folge erscheinen werden. Text teils deutsch, teils russisch.

In Aussicht sind genommen: Lieferung 2: Korotneff, A., Comephorus, monographische Beschreibung (russisch). — 3: Lindholm, Mollusken (deutsch). — 4: Sovinsky, Gammariden (russisch). — 5: Zernow, Plankton (deutsch). — 6: Korotneff, Bryozoen (deutsch). — 7: Sukatschof, Hirudineen (deutsch). — 8: Berg, Cotiden (russisch). — 9: Korotneff, Tricladen (deutsch). — 10: Semenkewitsch, J., Isopoden (russisch). — 11: Kusnetzow, Fischerei im Baikal-See (russisch).

Ferner verschiedene Monographien über Baikalsee-Fauna.

Zur Embryologie von Pyrosoma.

Von

A. Korotneff,

Prof. in Kiew und Director der Zool. Station in Villafranca.

Mit Tafel 17—19 und 4 Textfiguren.

Obwohl die Entwickelung des *Pyrosoma*-Eies von mehreren Naturforschern studirt wurde, so ist doch nur wenig darüber bekannt, weil die Untersuchungen nicht nur der richtigen Methode entbehrten, sondern auch unter Leitung einer vorgefassten Meinung ausgeführt wurden.

Huxley[1] und Kowalevsky[2] beobachteten das Ei mehr in seinen natürlichen Verhältnissen, fast ohne jegliche Behandlung mit Reagentien. Salensky[3] dagegen wollte sich bei den Pyrosomen unbedingt von der Richtigkeit seiner früheren Anschauungen von der plastischen Rolle der Testazellen überzeugen; bekanntlich nimmt dieser Forscher in einer Reihe von Untersuchungen, die sich auf die Entwicklung der Salpen beziehen, als Princip an, dass die Testazellen sich am Aufbau des Embryonalkörpers der Salpen betheiligen und als somatische Elemente anzusehen sind. Meinerseits habe ich mehrmals gezeigt, dass diese Anschauung unhaltbar ist, und dass die Testazellen keine plastische Rolle bei der Entstehung des Salpenkörpers spielen: selbst wenn man sie im Embryo trifft, so ist dies noch kein Beweis dafür, dass ihnen eine active Betheiligung zugeschrieben werden muss. Es scheint, dass von mir und Heider[4]

[1] Huxley, On the anatomy and development of *Pyrosoma*. in: Trans. Linn. Soc. London Vol. 23.

[2] Kowalevsky, Über die Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. in: Arch. Mikr. Anat. 11. Bd.

[3] Salensky, Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 4. und 5. Bd.

[4] Heider, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt 18. Bd.

der Beweis endlich erbracht wurde, dass bei den Salpen, wie überhaupt im ganzen Thierreich die Blastomeren einzig und allein den Embryo aufbauen, aber dass sie nur locker unter sich verbunden sind, und dass die Testazellen sich in größerer Zahl zwischen sie einschieben[1] und vom Embryo dann verzehrt werden, wenn die Organe sich aufbauen. Ich muss aber gestehen, dass bei den Salpen die eigentliche Rolle der Testazellen und die Art und Weise, wie sie sich am Aufbau des Embryos betheiligen, sehr verwickelt ist und leicht, wie im Falle von Salensky, zu falschen Deutungen führen konnte. Dagegen ist die Sache bei *Pyrosoma* viel einfacher: die Testazellen sind unverkennbar von den Blastomeren und ihren Derivaten gut zu unterscheiden und gehen viel früher zu Grunde als bei den Salpen, wenn man ganz entschieden noch keine Organe vor sich hat. Dass Salensky diesen Process nicht richtig erkannt hat, daran ist, wie gesagt, zuerst seine vorgefasste Meinung Schuld, in zweiter Linie die Schwierigkeit, eine gute Methode für die Behandlung des Eies zu ermitteln. Salensky hat nämlich die Eier mit Pikrinsäure fixirt und in Alkohol conservirt; diese Art der Behandlung hat mir keine guten Resultate gegeben; große Schwierigkeit bereitet der stark entwickelte Dotter, der im Alkohol sich höchst unregelmäßig contrahirt und den Embryo so sehr beschädigt (hauptsächlich in den früheren Stadien), dass ein Urtheil über den eigentlichen Process nicht möglich ist.

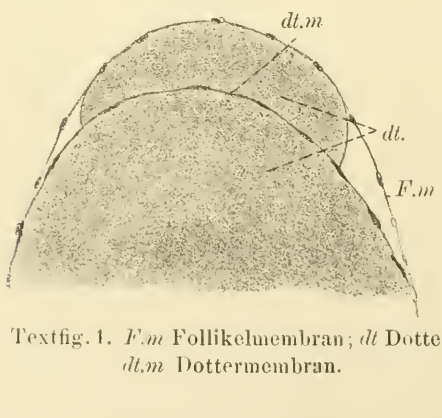
Ich muss sagen, dass es am Anfang eine wahre Freude macht zu sehen, wie leicht aus den in Scheiben geschnittenen Pyrosomen die Eier und Embryonen herausfallen; sie sind 0,5—0,7 mm groß, wohlerhalten, der Embryo erscheint als Scheibe nach jeder beliebigen Fixirung opak auf dem halbdurchsichtigen Dotter. Aber schon bald bemerkt man, dass man in dieser Weise nur Eier von einem bestimmten Alter ab bekommt; die früheren Stadien und gerade solche, die unmittelbar der Furchung folgen, kommen gar nicht frei vor: sie fallen nicht heraus, sondern bleiben in den Scheiben stecken. Sie mit Nadeln herauszuholen, ist eine wahre Plage und verlorene Mühe, da der Dotter flüssig ist, und die Dotter-

[1] Mit Salensky nehme auch ich hierbei mehrere Übergangsformen an: so spielen bei *Salpa bicaudata* die Follikelzellen absolut keine Rolle, weder eine passive, noch eine active; bei *Salpa pinnata* erscheint diese Rolle am meisten ausgeprägt, da die Follikelzellen die Hauptmasse des Embryos bilden, in der die Blastomeren zerstreut sind. Diese zwei Salpen bilden die Extreme, zwischen denen die anderen embryologisch ihren Platz finden.

membran leicht bei der Berührung platzt. Hierin liegt der Grund, wesshalb die früheren Stadien bis jetzt größtentheils unbekannt blieben. Aber am schlimmsten verläuft, wie gesagt, die Behandlung der Eier mit Alkohol: die Eier halten bis zu 50%igem gut aus, ziehen sich dagegen in stärkerem rasch zusammen und werden in kurzer Zeit so klein, dass der Embryo (besser: die Embryonalscheibe) nicht mehr zu erkennen ist. Monatelang habe ich vergebliche Versuche angestellt, bin aber endlich auf die richtige Methode gekommen, die mir gute Dienste geleistet hat. Principiell handelte es sich darum, eine Flüssigkeit zu finden, die dem schrumpfenden Einfluss des Alkohols auf das Ei entgegenwirkte; als eine solche erwies sich Perenyi's Gemisch. Ich behandelte Scheiben von *Pyrosoma* oder einzelne herausgefallene Eier mit einer halbconcentrirten Sublimatlösung in Meerwasser eine gute halbe Stunde lang; nach sorgfältigem Auswaschen brachte ich das so behandelte Material in Perenyi's Gemisch auf eine Stunde, und nun durfte ich ganz unbesorgt die Eier in Alkohol übertragen: die Schrumpfung war unbedeutend. Eine Färbung mit Alauncarmin erwies sich dabei als sehr passend: der Dotter färbte sich kaum, der Embryo aber ganz intensiv. Diese Methode ist zwar sehr zweckmäßig für die Schnitte, aber zur Untersuchung des Embryos in toto oder für die Furchung ist sie nicht brauchbar, da der Dotter dem Embryo stark anklebt und sich nicht abtrennen lässt. Zufällig fand ich nun eine Art der Behandlung, die den Dotter vollständig auflöst und den Embryo oder sogar die Furchungsscheibe freilegt, nämlich das Einlegen der Eier in eine 5%ige Lösung von Formalin.

Was Entstehung und Wachsthum des Eies und seine Beziehung zu dem ihm aufsitzenden Hoden angeht, so ist diese ausführlich zuerst von Huxley, dann von Salensky beschrieben worden, ohne dass ich etwas Besonderes zuzufügen hätte. Ich werde diese Fragen und die Art der Entstehung der Testazellen übergehen und mir auf diesem Gebiete nur eine kleine Bemerkung erlauben. Der Hoden stellt einen voluminösen Körper dar, dessen fingerförmige Lappen das Ei umgreifen. Ei und Hoden reifen zu verschiedenen Zeiten, anders gesagt: wenn das Ei reif und befruchtungsfähig erscheint, hat der Hoden seine volle Reife noch nicht erreicht, sondern diese tritt erst dann ein, wenn die Furchung und Entstehung der Meroblasten schon längst vorbei sind. Es ist deswegen zweifelhaft, ob die Befruchtung des Eies durch die eigenen Spermien vollzogen wird; eher wäre es zu vermuthen, dass sie von fremden bewirkt wird.

Es war auch nicht meine Absicht, das Vorkommen der Testazellen zu untersuchen. Die Frage, ob letztere dem Ei selbst ihren Ursprung verdanken, oder vom Follikel stammen, lasse ich unberührt; meine Untersuchungen fangen nach der Befruchtung an, wenn zwischen den das Ei bedeckenden Membranen schon Testazellen liegen. Indem ich mehrere Membranen annehme, gelange ich in einen entschiedenen Widerspruch mit SALENSKY, der das Ei nur von einer Follikelmembran bedeckt sein lässt; außerdem findet er aber unter der Follikelmembran eine besondere Deckschicht, die sich nur über dem Keim ausbreitet und ihn wie eine Kappe bedeckt. Über die Entstehung dieser so zu sagen localen Schicht äußert sich SALENSKY wenig präcis, indem er sagt, dass sie sich durch die Abtrennung eines Theiles der Follikelwand ausbildet. Die Anwesenheit dieser Membran und ihre derartige Entstehung erscheinen schon a priori zweifelhaft; trotzdem kommt sie vor, besitzt aber nicht eine locale Verbreitung, sondern bedeckt das ganze Ei. Nur über dem Keim scheint sie völlig selbständig zu sein, sonst liegt sie der Follikelmembran untrennbar an (Fig. 11 und 16; *Dt.m*, *F.m*), und desswegen ist es äußerst leicht, diese zwei Membranen für eine einzige zu nehmen. Zufällig dringt der Dotter durch die innere Membran und sammelt sich zwischen Dottermembran und Follikelwand an (Textfig. 1), dann überzeugt man sich sogleich, dass es sich hier um zwei unabhängige, das Ei völlig umhüllende Membranen handelt. Auf Taf. 17 Fig. 11 sieht man die beiden Membranen über einander: die äußere (Follikelmembran) hat ovale, sich stark färbende Kerne, die innere (Dottermembran) hufeisenförmige, blasse. Die Fig. 7 der Arbeit von SALENSKY überzeugt uns einigermaßen davon, dass die Follikelwand verschiedene Zellkerne einschließt, die gewiss nicht einer, sondern zwei Membranen angehören; am besten zeigt seine Fig. 17, dass er die Dottermembran auch gesehen hat, ihre Zellen aber (*Kc*[1] und *Kc*[2]) wie überall als Testazellen deutet.



Textfig. 1. *F.m* Follikelmembran; *dt* Dotter; *dt.m* Dottermembran.

Die Furchung von *Pyrosoma* ist sehr ungenügend bekannt.

da Kowalevsky nur die allerersten Stadien (die Viertheilung) beschrieben, Salensky aber unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht gar nicht vervollständigt hat. Vom Ei muss ich sagen, dass der Dotter von der Eizelle vollständig abgetrennt ist, obgleich dies nur an fixirten Objecten zur Ansicht kommt. Das Ei ist also meroblastisch, und sein Protoplasma besteht aus einem feinkörnigen Netz, worin besondere, nach dem Keimbläschen gerichtete Strahlen zu unterscheiden sind. Das Keimbläschen ist groß, liegt ganz oberflächlich; in seiner Nähe befindet sich, wie gesagt, der blasenförmig aufgetriebene Oviduct, in dem sich Spermien anhäufen.

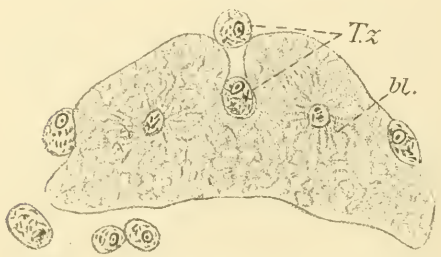
Das erste Stadium, mit dem ich meine Beschreibung beginne, zeigt zwei Blastomeren (Taf. 17 Fig. 1), die dem Dotter aufliegen und sich von einander noch nicht ganz getrennt haben; es ist nur die 1. Furche vorhanden, die von Testazellen ausgefüllt ist. Die Kernspindel hat sich noch nicht getheilt, obwohl die Zellplatte an ihr gut erkennbar ist. In Fig. 2 sehen wir die beiden Blastomeren nicht nur getheilt und zwei selbständige Kugeln bildend, sondern jede Hälfte schon selbst in Theilung begriffen. Aus beiden Figuren geht hervor, dass die Hauptmasse des Protoplasmas durchsichtig und, so zu sagen, homogen geblieben ist; jede Kernhälfte ist von einer feinkörnigen Substanz umgeben, die deutliche Strahlen abgeben kann. Hier möchte ich die Bemerkung vorausschicken, dass sich in der Ruhe die Blastomeren abflachen, aber bei beginnender Theilung wieder rund werden; dies gilt in gleichem Maße für die Theilung in 2, 4, 8 und 16; bis sich die Selbständigkeit der Blastomeren am meisten ausprägt.

Das nächste Stadium sieht sehr eigenthümlich aus. Die vier in Theilung begriffenen Blastomeren haben sich abgeflacht und eine Scheibe gebildet, an der die 1. Furche schwach angegeben, die 2. aber noch nicht vorhanden ist, obschon die Spindeln stark ausgezogen sind und Zellplatten besitzen. Textfig. 2 zeigt einen Schnitt durch die Blastodermscheibe[1] in Viertheilung: die Kerne sind schon selbständig, das Zellplasma noch nicht getheilt. Am sonderbarsten sind in diesem Stadium vier buckelförmige Auftreibungen mit peripherischen Höhlungen, worin Testazellen liegen (Taf. 17 Fig. 3). Dieses Bild kommt ziemlich oft vor und ist keineswegs zufällig oder

[1] Aus dem Folgenden wird ersichtlich, dass ich zwei nach einander auftretende Gebilde unterscheide: die Blastodermscheibe und die Keimscheibe; letztere ist aus eigentlichen Zellen, die an der Organogenese Theil nehmen, zusammengesetzt.

pathologisch; es bildet einen Übergang zu Taf. 17 Fig. 4, wo ein typisches Stadium von vier Blastomeren wiedergegeben ist.

Die beiden ersten Furchen waren meridional und standen zuerst senkrecht auf einander; später aber drängen, statt dass in einem Centralpunkte alle Furchungskugeln zusammenstoßen, zwei gegenüber gestellte Blastomeren die beiden anderen aus dem Contact heraus und berühren einander dadurch in größerer Ausdehnung in der sogenannten Brechungsfurche (Fig. 4 *Br.f*).



Textfig. 2. *bl* Blastomeren; *T.z* Testazellen.

Die 3. und 4. Furche sind wieder meridional, aber wegen der soeben erwähnten Verschiebung nicht parallel der 1. und 2. Furche; vielmehr steht die 3. senkrecht auf der Brechungsfurche, und die 1. bildet ihre beiderseitigen Verlängerungen.

An den acht entstandenen Blastomeren sieht man bald, dass die Kerne verschieden werden: die inneren haben zerstreute Chromatinkörnchen, die äußeren wahre Chromosomen. Dies deutet auf die verschiedene Rolle hin, die im Laufe der weiteren Entwickelung den Blastomeren zu Theil wird. Wenn wir das Achtstadium in Schnitte zerlegen, so bekommen wir ein Bild, das unsere Annahme am besten bestätigt (Fig. 13): hier sind nur vier von den acht Blastomeren getroffen, und die zwei unteren sind doppelt so groß wie die oberen. Dann sehen wir, dass die unteren in directe Beziehung zum Dotter treten und sich da in ihn eingraben, wo sie ihm unmittelbar aufsitzen; sie strecken in ihn Pseudopodien aus. Diese von verschiedenen Blastomeren herrührenden Pseudopodien vereinigen sich, verbreiten sich auf dem Dotter und bilden ein Syncytium aus feinkörnigem Protoplasma. Ein solches Syncytium kommt schon früher im Stadium von vier Zellen vor, und wenn man dann den Tubus des Mikroskops auf die Grenze von zwei Blastomeren einstellt, so sieht man den Dotter mit einem Plasmanetz (Fig. 10) bedeckt, in dessen Maschen glänzende Körnchen wahrzunehmen sind.

Die zwei Arten von Zellen, die wir jetzt vor Augen haben, werde ich als Blastocyten (*Bc*) und Merocyten (*Mc*) bezeichnen; die erste Art hat eine plastische Rolle bei der Entwickelung zu spielen, die zweite nur eine vorübergehende Function auszuüben,

nämlich die Ernährung der Blastodermscheibe durch den Dotter zu vermitteln; nach Beendigung dieses Geschäfts gehen die erwähnten Elemente zu Grunde. Die Verschiebung der Blastomeren, die wir bei der Viertheilung bemerkt haben, deutet darauf hin, dass ihre Specialisirung schon sehr früh anfängt, und dass wir von diesem Stadium ab die Blastocyten von den Merocyten unterscheiden können.

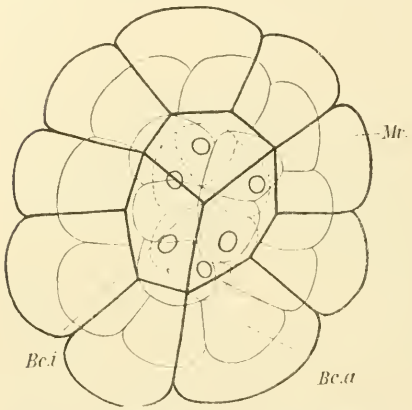
Die Blastocyten scheinen ganz unabhängig von einander zu sein; sie sind unter sich nur locker verbunden (Fig. 13) und von Testazellen umgeben, die sich zwischen sie hineindrängen. Der Vergleich der Testazellen (Salensky's Kalymmocyten) mit Blastocyten oder Merocyten genügt, um zu behaupten, dass es ganz verschiedene Gebilde sind, die man jedenfalls nicht als in einander übergehende Formen deuten kann. Desswegen ist die Angabe von Salensky, dass die Testazellen in den Dotter hinein dringen, um sich in Merocyten zu verwandeln, als unrichtig zu betrachten.

Bei der Ansicht des Achtstadiums in toto bemerken wir, dass nach der Ausbildung dieses Stadiums die Blastomeren etwas aus einander gehen (Fig. 6) und dabei den Dimorphismus zeigen, den wir an den Schnitten constatirt haben: die inneren bleiben kleiner als die äußeren. Hernach kommt wieder eine Verschiebung vor, und so entsteht Fig. 7, an welcher wir sehen, dass die Blastomeren in Theilung begriffen sind. Dabei aber haben alle Spindeln dieselbe Richtung, und nur eine steht auf den übrigen senkrecht.

Kurz und gut, es entstehen in der angegebenen Weise 16 Blastomeren, die in Fig. 8 noch paarweise durch Kernspindeln mit einander vereinigt sind. Sobald die Theilung vollendet ist, legen sich die Blastocyten in vier Reihen an einander (Fig. 9).

Bis jetzt bestand die Keimscheibe aus einer einzigen Schicht von Zellen, da alle 16 Blastomeren in einer Ebene lagen. Bei der Entstehung von 32 Zellen lagern sich die inneren in zwei Schichten (Fig. 12). Dies beruht darauf, dass die nächste Theilungsebene hier schon anders entsteht: bisher war sie immer meridional, die Scheibe desswegen einschichtig, beim Übergang der 16 Zellen in die 32 aber wird die Ebene äquatorial, die Scheibe also mehrschichtig. An allen Figuren ist leicht zu sehen, dass die Kernspindeln sich in der Längsrichtung der Zellen einstellen; daher verläuft bei der Zusammendrängung der inneren Blastocyten (Fig. 12) der Keimscheibe die Längsachse jeder Zelle und ihrer Spindel senkrecht zur Oberfläche des Dotters, und so geht die Theilung derart vor sich, dass eine untere Schicht von Blastocyten entsteht. In dieser Weise haben

wir es mit einer Keimscheibe aus 32 Zellen zu thun. In diesem Stadium zeigt sich bei Betrachtung in toto die Oberfläche aus 23 Zellen zusammengesetzt, und zwar aus 14 Blastocyten und 9 Merocyten. Letztere sind Randzellen und bilden das sogenannte Periblast, während die übrigen Zellen als zum Blastoderm gehörig anzusehen sind. In Textfig. 3 sind drei Arten von Zellen abgebildet: die mit zarten Umrissen sind die 14 oberflächlichen Blastodermzellen, die 12 schwarz conturirten sind Merocyten, die das Periblast bilden, endlich die 6 mit Kernen versehenen sind innere Blastodermzellen.



Textfig. 3. *Mr* Merocyten; *Be.a* äußere Blastocyten; *Be.i* innere Blastocyten.

Im Stadium von 32 Zellen ist unter dem Blastoderm eine Blastulahöhle vorhanden (Fig. 14), die vollständig von Testazellen eingenommen wird.

Von nun ab lässt sich keine regelmäßige Anordnung mehr verfolgen; an den nächsten Stadien ist die Scheibe zuerst zwei- (Fig. 15), dann mehrschichtig (Fig. 16 u. 17). Dabei ist eine merkwürdige und so zu sagen exceptionelle Erscheinung zu constatiren, die ich aber beständig und ganz positiv beobachtet habe: nicht nur die Periblastkerne, sondern auch die Blastodermkerne theilen sich intensiv amitotisch, so dass oft nicht nur zwei, sondern auch drei und vier Kerne in einer und derselben Zelle entstehen (Fig. 17). In der nächsten Nachbarschaft der sich amitotisch theilenden Zellen sind andere vorhanden, die Spindeln besitzen. Zu gleicher Zeit vermehren sich die Kerne des Periblasts äußerst intensiv, und seine Zellen dringen in den Dotter hinein, der sich unter ihrem Einflusse verändert und in Klumpen zerfällt. Die Zellen des Periblasts unterscheiden sich sehr stark von den Blastomeren: sie bestehen aus grobkörnigem Protoplasma, haben drei- oder viermal so große Kerne, wie die Blastomeren, und sind gewiss dazu fähig, sich direct von dem sie umgebenden Dotter zu ernähren. Hier möchte ich behaupten, dass die Merocyten absolut keinen Antheil am Aufbau des Embryos nehmen, und dass nicht, wie bei den Teleostiern, plastische Elemente sich von ihnen abtrennen und in die Keimscheibe hineindringen;

vielmehr äußern sie nur eine assimilatorische Thätigkeit, die zur Aufgabe die Ernährung der Keimscheibe hat.

Die Zahl der Zellen der Blastodermscheibe vermehrt sich rasch und bildet einen Haufen, dessen Elemente verschieden groß sind: die peripherischen sind bedeutend größer als die centralen, besonders in der Tiefe der Blastodermscheibe (Taf. 18 Fig. 18). Da die Blastomeren noch locker gefügt sind, so befinden sich zwischen ihnen Testazellen, die sich Anfangs frei bewegen und unverändert bleiben. In Fig. 19 treffen wir die Blastodermscheibe nach innen und außen gewölbt und einen Klumpen bildend an, der vom Dotter leicht abgenommen werden kann; seine Zellen sind bedeutend kleiner geworden und unterscheiden sich in der Größe kaum. In Betreff der Testazellen bemerken wir schon andere Verhältnisse: da die Blastodermscheibe einen compacten Körper bildet, so ist die freie Bewegung der Testazellen aufgehoben; sie haben ein grobkörniges Protoplasma und einen Kern, der nicht mehr rund, sondern in die Länge gezogen ist und immer zur Seite verdrängt erscheint; er färbt sich ganz homogen und hat gewiss jede Vitalität aufgegeben. Je weiter, desto mehr erscheinen die Testazellen von den Blastomeren verschieden; in dieser Hinsicht widersprechen die Thatsachen vollständig den Behauptungen Salensky's, der die Kalymmocyten zu Blastomeren werden lässt, indem ihr Protoplasma sich vacuolisirt, was schon theoretisch schwer anzunehmen ist! Überhaupt widmet Salensky manche Seite seinen Lieblingen, um ihre Bedeutung und die wichtige Rolle, die sie beim Aufbau des Organismus spielen, zu beweisen, und schreibt ihnen sogar höchst sonderbare Functionen zu. So sagt er auf pag. 440: »die genauere Durchmusterung der Schnitte zeigt noch eine überraschende (!) Erscheinung bei den Kalymmocyten, nämlich dass sie sich nicht nur zu bewegen, sondern ins Innere der Keimscheibe einzubohren im Stande sind«. Nach Salensky bildet der Kern der Kalymmocyten nach Art eines Korkziehers ein Bohrwerkzeug, das für das Eindringen in die Zelle sehr gut angepasst ist. An seinen Präparaten findet Salensky sogar solche Zellen, die ihr Bohrgeschäft kaum begonnen haben, und solche, die nach dieser so mühsamen Arbeit ausruhen.

Das nächste Stadium ist in toto auf Taf. 18 Fig. 20 abgebildet. Wir sehen hier die Blastodermscheibe nicht so zusammengedrängt, wie in der vorigen Figur, da die Ränder der Zellanhäufung sich regelmäßig über den Dotter verbreiten, und nur der centrale Theil der Scheibe hervorgewölbt bleibt. Ein Querschnitt dieses Stadiums

(Fig. 21) zeigt, dass die centrale Verdickung sich einigermaßen ausgleicht und sich seitlich verbreitet. Die Testazellen im Inneren der Keimscheibe sind in ihrer regressiven Metamorphose noch weiter gegangen: ihr Protoplasma ist zerbröckelt, der Kern fast nur noch in den Elementen vorhanden, die ganz oberflächlich liegen; die in den Keim aufgenommenen haben entweder keinen Kern oder nur sich stark färbende Reste von ihm, die auf Schnitten als peripher gelegene Chromatinstreifen erscheinen. In dem entsprechenden Präparate sehen die Testazellen so aus, als ob sie eine Membran besäßen, die an einigen Zellen geplatzt ist, während der Inhalt von einem oder mehreren benachbarten Blastocyten aufgenommen worden ist. Dieses Stadium sowohl als die folgenden bis zur Bildung der Keimblätter sind bis jetzt völlig unbekannt geblieben, da die Autoren, auch Salensky, die Keimblätter direct von der Blastomerenscheibe abgeleitet haben. Wir finden nämlich, dass, nachdem die letztere eine centrale Verdickung und flache Ränder bekommen hat (Fig. 20), diese Verdickung in zwei Theile zerfällt, die, von oben gesehen, wie zwei Buckel erscheinen (Fig. 22). Die Zellen dieser Erhebungen, welche die Selbständigkeit und Beweglichkeit der Blastomeren noch nicht aufgegeben haben, scheinen aus einander zu gehen, sich über den Dotter ausbreiten zu wollen (Fig. 29), was besonders gut an der oberen Hälfte wahrzunehmen ist (Fig. 23). Ein Längsschnitt durch dieses Stadium beweist, dass in der Blastomerenscheibe eine Art von Knickung entstanden ist (Fig. 24). Das ist aber eine vorübergehende Erscheinung, die zu einer regelmäßigen Ausbreitung des Zellenagglomerats führt und die ganze Blastodermscheibe in eine einschichtige Kappe verwandelt, die fast die ganze Hälfte des Dotters umgiebt. Die Zellen dieser Kappe sind von einander durch eine Zwischensubstanz geschieden; nur an einer Stelle, längs dem Rande, sind sie mehr zusammengedrängt (Fig. 26, 27 und 30). Zwischen diesen Zellen kommen hier und da neue Testazellen vor (die früheren waren schon absorbirt); ihre Function ist dieselbe geblieben: Ernährungsmaterial zu liefern. Bald, unweit vom Rande der Kappe, wo die Zellen zusammengedrängt erscheinen, entsteht ein Zellenhaufen, der zuerst keinen bestimmten Umriss hat (Fig. 25) und etwas später linsenförmig wird — das ist die definitive Keimscheibe, die den Ausgangspunkt für die Keimblätter bildet. Ein Schnitt durch diese Keimscheibe zeigt uns, dass es sich um ein nicht umfangreiches Gebilde handelt, das aber schon mehrschichtig (Fig. 31 und 32) ist. So sehen wir, dass die Blastodermscheibe und die

Keimscheibe zwei ganz unabhängige, aber auf einander folgende Gebilde sind, und dass der Embryo aus einem ganz unbedeutenden Theile des Eiplasmas entsteht, da 1. die Hälfte desselben zur Ausbildung der Merocyten, und 2. die Mehrzahl der Blastocyten zum Aufbau der Kappe selbst dient; nur einige der letzteren spielen eine specifisch-plastische Rolle und bilden die eigentliche Keimscheibe.

Hier wäre es vielleicht am Platze, die frappante Ähnlichkeit der ersten embryologischen Erscheinungen bei den Pyrosomen und Teleostiern in den Vordergrund zu stellen. In beiden Fällen ist die Furchung partiell (meroblastisch) und geht nach dem discoidalen Typus vor sich. Den ausführlichen Beobachtungen von Kopsch[1] zufolge besteht das Acht-Stadium in beiden Fällen aus zwei Reihen, das Sechzehn-Stadium aus vier Reihen von Blastomeren, die in einer Ebene liegen und durch meridionale Furchung entstanden sind. Bei der Ausbildung von 32 Zellen wird die Furchung bei den Pyrosomen und Knochenfischen äquatorial, was zur Entstehung einer mehrschichtigen Scheibe führt. Die Ähnlichkeit und der Parallelismus sind hier so bedeutend, dass jeder unbefangene Forscher, selbst wenn er mit der Sache wenig vertraut ist, gewiss die Furchung der Pyrosomen als eine der der Knochenfische homologe Erscheinung erklären wird. Ob es sich dabei nur um mechanische Principien handelt, oder ob dabei eine sehr entfernte Verwandtschaft ins Spiel kommt, bleibt eine offene Frage.

Das Vorkommen eines Syncytiums, das eine gemeinsame Lage für die Blastodermscheibe bildet und wahrscheinlich durch eine unvollständige Furchung der Blastomeren hervorgerufen wird, deutet vielleicht auf einen Ursprung von phylogenetisch höheren Formen hin.

Der in Fig. 33 abgebildete Schnitt zeigt uns einen bedeutenden Fortschritt in der Entwicklung der Keimscheibe; es entstehen hier nämlich alle drei Keimblätter, obwohl ihre Anordnung ganz primitiv bleibt. Die obere Schicht von Zellen hat sich specialisirt und bildet das Ectoderm, dann folgt eine noch nicht genügend differenzirte Masse von Zellen, die als Meso-Entoderm anzunehmen ist, und endlich ganz unten ein Stratum von Zellen, die auch dem Entoderm angehören und die Keimscheibe vom Dotter abgrenzen. Wie dieses Stratum entsteht, ist mir nicht ganz klar, obwohl ich geneigt bin

[1] Kopsch, Die Entstehung des Dottersackentoblasts und Furchung bei *Belone acus*. in: Internat. Monatschr. Anat. Phys. 18. Bd. 1901. — Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblasts bei verschiedenen Knochenfischarten. Ibid. 20. Bd. 1902.

zu denken, dass es sich von der gemeinsamen Zellenmasse der Keimscheibe in der Weise abtrennt, wie es mit dem Ectoderm geschehen ist. Die Zellen des Entoderms sind ziemlich zerstreut und mit einander durch körniges Protoplasma verbunden; es könnte wohl sein, dass letzteres als Parablast-Syncytium anzusehen ist, längs welchem die Entoderm-Elemente sich auf dem Dotter vertheilen.

Den Raum zwischen Meso-Entoderm und Entoderm (Taf. 19 Fig. 38 *Gr*) müssen wir als Gastralraum deuten, obwohl die Gastrula selbst hier ganz verwischt erscheint, und vom Blastoporus keine Rede sein kann.

Eine ungünstige Behandlung des Materials hat Salensky ganz falsche Bilder gegeben und ihn zu sonderbaren Anschauungen geführt. In der Keimscheibe, die sich noch nicht in Keimblätter getheilt hat, also ungefähr der Fig. 21 entspricht, findet er nämlich Lücken, »welche einen großen morphologischen Werth haben, indem sie die Anlagen des Cöloms darstellen«. Nach der Ausbildung der Keimblätter (wenn es sich also um das Stadium der Fig. 33 handelt) findet Salensky sogar Einstülpungen (vom Dotter aus), die »mit einer Anzahl von Höhlen in Verbindung stehen (diese Verbindung ist in den Zeichnungen nicht angegeben]. Diese Lücken oder Höhlen sind in drei Reihen angeordnet . . . . .« Endlich, nach ausführlicher Beschreibung erklärt Salensky, dass diese Lücken nichts Anderes als das Cölom ausbilden. Ohne diese Behauptung einer Kritik zu unterwerfen, möchte ich nur sagen, dass kein Forscher in keinem Thiere eine so sonderbare Entstehung des Cöloms beschrieben hat.

Das nächste Stadium, von dem wir einen Schnitt (Taf. 18 Fig. 35) abgebildet haben, stellt uns das Entoderm im mittleren Theile der Keimscheibe schon organisirt dar, das heißt, dass seine Elemente der Reihe nach angeordnet sind und sich hervorgewölbt haben, aber von einem specifischen Mesoderm ist hier noch keine Rede.

Das Stadium, wo das Mesoderm angelegt wird, ist in toto in Fig. 34 dargestellt. Hier treffen wir in der unteren Hälfte der Keimscheibe eine Erhebung in Form eines Halbmondes. Zu gleicher Zeit tritt das Nervensystem als eine knopfförmige Verdickung zu Tage und steht so zu sagen der Mesodermanlage gegenüber. Ein Längsschnitt (in der in Fig. 34 angegebenen Richtung) zeigt, dass das Mesoderm als eine compacte Masse (Fig. 36 *Ms*) längs der äußeren Peripherie des Entoderms entsteht. Das Nervensystem ist in diesem Schnitte nicht getroffen, da seine Entstehung aber von Salensky

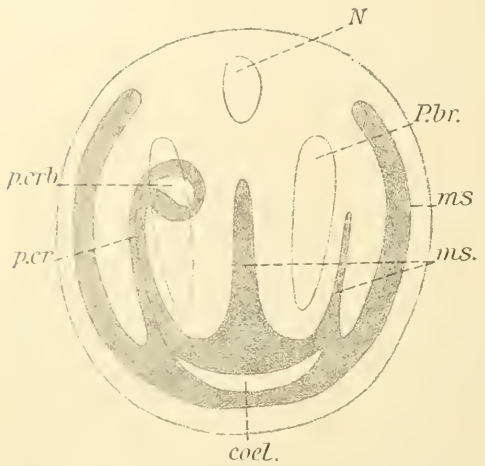
ausführlich genug beschrieben ist, so habe ich mich darum nicht sehr gekümmert. Auf dem entsprechenden Querschnitte desselben Stadiums (Taf. 19 Fig. 37) ist das Mesoderm an beiden Seiten vertreten; dies entspricht der Krümmung, die in Fig. 34 zu sehen war. Aber in einem etwas späteren Stadium ist die linke Mesodermanlage insofern nicht gleich der rechten, als diese ein Lumen besitzt, die linke aber nicht (Fig. 38). Das Entodermrohr erscheint hier schon ganz geschlossen. Endlich wird die linke Mesodermanlage (Fig. 39) von der eigentlichen Keimscheibe ausgeschlossen, um freie Mesodermzellen zu bilden.

Unwillkürlich muss ich mich wieder zu der Arbeit von Salensky wenden. In dem Stadium, wo es noch kein wahres Mesoderm in der Keimscheibe giebt, tritt nach Salensky in den Vordergrund die Entstehung des Axialrohres, das in der Mitte der erwähnten Cölomeinstülpungen liegt; seiner Beschreibung nach entsteht das Axialrohr (oder anders Chorda) aus Meso-Entoderm, den Abbildungen nach aus Entoderm. Weder dieses noch jenes, noch das Vorhandensein von Cölomeinstülpungen an beiden Seiten des Axialrohres kommen hier vor, und das beweist noch einmal, wie ein tüchtiger Forscher irregeleitet wird, wenn er ungenügende Methoden der Beobachtung anwendet. Bei *Pyrosoma*, das ein äußerst reducirtes Wesen ist, kommt in der Entwickelung weder eine Chorda noch eine Anlage von ihr vor.

Ein Längsschnitt durch das soeben betrachtete Stadium ist auf Taf. 19 Fig. 40 abgebildet. Hier sehen wir, dass das Mesoderm sich in ein Rohr verwandelt hat, das in toto betrachtet (Fig. 34) einen Bogen bildet und auf einem Längsschnitte nur einmal getroffen sein kann. An diesem Schnitt, sowie in Fig. 39, ist es klar, dass die untere Wand des Entoderms, das die Keimscheibe vom Dotter scheidet, sich von der gemeinsamen Ento-Mesodermmasse abgetrennt hat, da ihre Zellen eine directe Verlängerung der unteren Zellenschicht bilden. Zu dieser Zeit entstehen die Peribranchialöffnungen rechts und links etwas nach unten von der Nervenanlage.

Die schematische Textfig. 4 (s. n. S.) ist einem etwas älteren Stadium entnommen. Hiernach hat die Keimscheibe eine etwas ovale Form. Das Nervensystem ist eine ovale Verdickung, und nicht weit von ihr werden bald die zwei Öffnungen angelegt, die in zwei Peribranchialröhren führen. In der unteren Hälfte der Keimscheibe ist die Cölomhöhle (*coel*) angelegt, die sich rechts in den Pericardialcanal *p.cr* verlängert, der an seinem oberen Ende unweit der entsprechenden Peribranchialöffnung eine sackförmige Erweiterung, die Peri-

cardialblase (*p.crb*) bildet. Links, zum rechten Pericardialcanale symmetrisch, wird kein Canal angelegt, sondern es ist nur ein blinder Auswuchs vorhanden, der eine Mesodermanlage bildet. In der Mittellinie, sowohl links als rechts, längs den Rändern der Keimscheibe, verlaufen Mesodermstreifen, die wir auf Querschnitten der Keimscheibe als zerstreute Zellen treffen.



Textfig. 1. *N* Nervensystem; *P.br* Peribranchialcanal; *p.cr* Pericardialcanal; *p.crb* Pericardialblase; *coel* Cölom; *ms* Mesoderm.

Am verwickeltsten sind die Veränderungen des Mesoderms, und desswegen werden wir hauptsächlich diese in Betracht ziehen. Seine Entstehung und weitere Ausbildung spielen sich in der unteren Hälfte der Keimscheibe ab. Nachdem seine Anlage ein Lumen bekommen hat, fängt sie an zu wachsen und sich wie eine Tasche zwischen die Gastralhöhle (Entoderm) und das Ectoderm hineinzuschieben, bis sie mit der gegenüberliegenden Mesodermanlage zusammentrifft (Fig. 41; hier hat die Cölomhöhle noch kein geschlossenes Lumen). Ein etwas höher in der Richtung des Nervensystems geführter Schnitt zeigt eine Verengerung des Cöloms gerade da, wo das linke Peribranchialrohr zum Vorschein kommt (Fig. 42); endlich zeigt ein Querschnitt in der vorderen Hälfte der Keimscheibe uns einen Strang von Mesodermzellen (Fig. 43 *p.cr*), der später ein Lumen bekommt und sich in den Pericardialcanal verwandelt. Der Culminationspunkt der Ausbildung der Cölomhöhle ist in Fig. 44 dargestellt; hier sieht man recht klar, dass die Cölomhöhle aus einer Mesodermtasche entstanden ist, da ihre obere Wand stärker ausgebildet ist, und ihre Verlöthung mit der unteren Wand nicht vollständig zu sein scheint.

Bei der weiteren Ausbildung der Keimscheibe wird die Cölomhöhle kleiner (Fig. 48), und die ganze Mesodermanlage äußert eine Neigung, sich in einen compacten Zellenhaufen zu verwandeln (Fig. 49); dieser zerfällt bald in Streifen (Fig. 45—47): zuerst er-

scheint der centrale Theil buckelartig aufgetrieben (Fig. 46), um endlich einen mittleren selbständigen (Fig. 47 *ms*) Strang zu bilden (Textfig. 4). In diesem Stadium schließen sich die äußeren Öffnungen der Peribranchialröhren. Hier bin ich vollständig mit SALENSKY einverstanden, wenn er KOWALEVSKY's Angabe bezweifelt, wonach die Cloacalöffnung durch das Zusammenfließen der Peribranchialöffnungen entstanden sei.

Die Querschnitte 50—53 bilden eine vortreffliche Illustration der weiteren Erscheinungen. Fig. 50 zeigt eine Mesodermmasse, die aus zwei Zellschichten besteht (*coel*) und im Inneren schon keine Cölomhöhle mehr hat. In Fig. 51 sieht man, dass das Mesoderm aus einer Centralverlängerung (*ms*) und einem Pericardialcanale besteht (*p.crc*); weiter in Fig. 52 verbreitert sich dieses zur Pericardialblase (*p.crb*), endlich in Fig. 53 sehen wir nur den oberen Theil der letzteren; hier ist auch als Verdickung des Ectoderms der Nervenknoten (*N*) vorhanden, der auf dem nächsten Schnitt (Fig. 54 *N*) zu einem selbständigen Gebilde wird.

So zu sagen die Endstufe der Entwickelung des Cyathozoids ist in Fig. 55—57 angegeben. Fig. 55 repräsentirt die Ausbildung der Pericardialblase; Fig. 56 zeigt uns, dass diese einen seitlichen Auswuchs bildet, der aber einen provisorischen Charakter besitzt; endlich Fig. 57 beweist, dass das Nervensystem noch in Verbindung mit dem Ectoderm steht.

In Betreff der Knospung der Ascidiozoide bin ich im Allgemeinen mit den ausführlichen Beobachtungen von SALENSKY einverstanden. Über Einzelnes werde ich demnächst berichten.

Buchstabenerklärung.

Bc Blastocyten.
Br.f Brechungsfurche.
Coel Cölom.
Dt.m Dottermembran.
end Entoderm.
F.m Follikelmembran.
gr Gastralraum.
Km Keimscheibe.
Mc Merocyten.
ms.end Meso-Entoderm.
N Nervensystem.
P.br Peribranchialcanal.
p.crb Pericardialblase.
p.crc Pericardialcanal.
T.z Testazellen.

Tafelerklärung.

Tafel 17.

Fig. 1. Theilung des Eies in zwei Blastomeren. Spindel mit Zellplatte. Vergr. 180.
Fig. 2. Jede von den zwei Blastomeren theilt sich wieder. Vergr. 180.
Fig. 3. Jede von den vier Blastomeren hat einen Buckel von provisorischer Bedeutung. Vergr. 180.

Fig. 4. Von den vier Blastomeren sind nur zwei in Contact, die beiden anderen berühren sich nicht; jene sind Blastocyten und spielen eine plastische Rolle, diese sind Merocyten und dienen zur Ernährung des künftigen Embryos. Vergr. 180.

Fig. 5. Achtstadium, das aus vier Blasto- und vier Merocyten besteht. Vergr. 180.

Fig. 6. Dasselbe Stadium. Vergr. 180.

Fig. 7. Verschiebung der Blastomeren. Vergr. 180.

Fig. 8. Entstehung von 16 Blastomeren; die inneren sind Blastocyten, die äußeren Merocyten. Vergr. 180.

Fig. 9. Sechzehnstadium. Vergr. 180.

Fig. 10. Syncytium von zwei benachbarten Blastomeren. Vergr. 600.

Fig. 11. Die zwei Membranen (Dotter- und Follikelmembran) um das Ei. Vergr. 300.

Fig. 12. Das 32-Stadium. Der Rand besteht aus Merocyten, die innere Masse aus Blastocyten. Vergr. 180.

Fig. 13. Querschnitt durch das Achtstadium mit beiden Membranen. Vergr. 220.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch eine Blastodermscheibe, die aus 32 Blastomeren besteht. Der Schnitt 14 verläuft dem Rande näher und zeigt desswegen keine inneren Blastomeren. Vergr. 220.

Fig. 16 u. 17. Querschnitt durch ein weiteres Stadium. Die Merocyten sind in den Dotter gelangt. Vergr. 220.

Tafel 18.

Fig. 18. Die Blastodermscheibe besteht aus Blastocyten von verschiedener Größe. Vergr. 220.

Fig. 19. Die Theilung der Blastocyten geschieht hauptsächlich amitotisch. Vergr. 220.

Fig. 20. Die Blastodermscheibe verbreitet sich über den Dotter. Vergr. 180.

Fig. 21. Querschnitt der Blastodermscheibe von Fig. 20. Die Testazellen sind in regressiver Metamorphose begriffen. Vergr. 220.

Fig. 22. Die Blastodermscheibe verbreitet sich immer mehr über den Dotter, die innere Verdickung theilt sich. Vergr. 180.

Fig. 23. Weitere Veränderung der Blastodermscheibe; die untere Verdickung löst sich eher auf als die obere. Vergr. 180.

Fig. 24. Querschnitt durch die Blastodermscheibe zu der Zeit, wenn die innere Verdickung sich getheilt hat. Vergr. 220.

Fig. 25. Bildung der Keimscheibe nach der Auflösung der Blastodermscheibe. Vergr. 300.

Fig. 26. Die Blastodermscheibe hat über dem Ei eine Kappe gebildet, an deren Rande die Keimscheibe entsteht. Vergr. 80.

Fig. 27. Der Rand der Kappe mit der Keimscheibe. Vergr. 180.

Fig. 28. Die Keimscheibe in toto. Vergr. 220.

Fig. 29. Der Rand der sich verbreitenden Blastodermscheibe mit eingedrungenen Testazellen. Vergr. 300.

Fig. 30. Der Rand der Keimscheibe mit den eingedrungenen Testazellen. Vergr. 380.

Fig. 31. Längsschnitt einer Keimscheibe noch ohne Embryonalschichten. Vergr. 300.

Fig. 32. Längsschnitt einer weiteren entwickelten Keimscheibe, ebenfalls noch ohne Embryonalschichten. Vergr. 300.
Fig. 33. Längsschnitt einer Keimscheibe, an der schon drei Schichten unterscheidbar sind, und die Gastralhöhle angelegt ist. Vergr. 300.
Fig. 34. Eine Keimscheibe mit Mesoderm und Nervensystem. Vergr. 150.
Fig. 35. Längsschnitt einer Keimscheibe mit Ecto- u. Meso-Entoderm. Vergr. 300.
Fig. 36. Längsschnitt einer Keimscheibe, an der das Mesoderm sich differenzirt hat. Vergr. 300.

Tafel 19.

Alle Figuren sind 300 mal vergrößert.

Fig. 37. Querschnitt einer Keimscheibe mit beiderseitiger Anlage des Mesoderms.
Fig. 38. Querschnitt einer Keimscheibe, an der das Mesoderm nur einseitig ein Cölom zeigt.
Fig. 39. Querschnitt, an dem das Mesoderm als organisirtes Gebilde nur auf der einen Seite sichtbar wird.
Fig. 40. Längsschnitt, an dem das Mesoderm als eine Röhre angelegt ist.

Fig. 41—43. Schnitte durch eine und dieselbe Keimscheibe.

Fig. 41. Der Mesodermschlauch mit einem Cölom schiebt sich zwischen Ecto- und Entoderm ein.
Fig. 42. Das Cölom verlängert sich in einen breiten Canal (*coel*).
Fig. 43. Das Cölom ist verschwunden; die Peribranchialcanäle (*pbr*) sind voll entwickelt.
Fig. 44. Das Cölom erscheint als geräumige Höhle.

Fig. 45—47. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.

Fig. 45. Die Cölomhöhle verkleinert sich. Das Mesoderm bildet eine compacte Masse.
Fig. 46. Das Mesoderm bildet drei Hauptzüge. Das Cölom ist klein.
Fig. 47. Das Mesoderm ist in drei Streifen zerfallen. Das Cölom verlängert sich in ein Pericardialrohr (*p.cr.*).

Fig. 48 und 49. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.

Fig. 48. Die Cölomhöhle ist kaum vorhanden, ihre Wände verwandeln sich in eine Mesodermmasse.
Fig. 49. Kein Cölom, nur Mesoderm.

Fig. 50—54. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.

Fig. 50. Das Cölom ist gänzlich verschwunden.
Fig. 51. Anstatt des Cöloms ist nur eine Mesodermmasse geblieben.
Fig. 52. Der Pericardialcanal bildet eine Pericardialblase.
Fig. 53. Das obere Ende der Pericardialblase (*p.crb*). Eine Verdickung des Ectoderms bildet den Nervenknoten.
Fig. 54. Der Nervenknoten (*N*) hat sich vom Ectoderm abgesondert.

Fig. 55 und 56. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.

Fig. 55. Die Pericardialblase hat ihre volle Größe erreicht.
Fig. 56. Die Pericardialblase hat sich getheilt.

High and low Dimorphism.

With an account of certain Tanaidae of the Bay of Naples.

By

Geoffrey Smith,

New College, Oxford.

With Plates 20, 21 and 13 figures in the text.

I. Introduction.

The occurrence of high and low dimorphism has for long been known to collectors of insects, and the phenomenon is probably familiar to anyone who has seen a series of the males of the common Stag beetle or indeed of almost any beetle in which the sexes are distinguished by well-marked structural differences. It consists essentially in the existence among the males of any species of a graduated series, as regards size and the development of the secondary sexual characters, such that the smaller males have relatively poorly developed secondary sexual characters while the larger males attain to a much greater relative development of those characters. The smaller males are then termed "low", and the larger males "high": when there is a more or less abrupt transition in point of numbers from high to low males we may most properly speak of a high and low dimorphism existing in the males of that species, but we also apply the term more loosely to those cases in which no such abrupt transition is proved to occur.

The object of the following pages is to extend the application of this phenomenon to several new cases, to endeavour to trace it to its causal connection in the general manifestation of the living organism, and to indicate its bearing upon the problem of organic change. It has been found possible to trace the existence and influence of the principle which underlies this phenomenon in very

various and not closely related groups of animals, but it will be noticed that all my instances are drawn from the Arthropoda. I do not believe that this limitation has any real significance; it is simply owing to the fact that the Arthropoda in the possession of a rigid exoskeleton and in the habit of changing it as a whole in ecdysis, offer very favourable material for the observation and measurement of small differences in structure. I venture to suppose therefore that the rules which we are able to formulate for this class will be of general applicability.

At the outset a definition must be given of two broadly distinguished types of high and low dimorphism, which I have termed facultative and definitive respectively. In all the cases which have been hitherto observed the males on the assumption of the adult state cease to grow or to undergo exuviation; consequently the high and low forms which they have assumed are permanent and do not suffer any further change. This I call definitive high and low dimorphism. But there occur cases in which growth continues after the assumption of sexual maturity, and under these circumstances I have called the very remarkable kind of dimorphism which may result, facultative, because in these cases the low male becomes converted into the high.

To the category of facultative dimorphism we now turn.

2. Facultative high and low Dimorphism.

A. *Inachus scorpio.* For more than a year a great number of this crab, which is exceedingly common in the Bay of Naples, has come under my observation almost every week, so that I have been able to gain a fairly just idea of a sample of the whole population. The specimens are very commonly infected with a species of *Sacculina*, which was my particular object of study, but the following observations refer to uninfected males. In order to ascertain that I was really dealing with uninfected normal males, each crab after measurement was dissected and a thorough search was made for the internal stages of *Sacculina*. These were very frequently found in a great number of crabs which showed no external trace of the parasite, and these crabs were of course rejected from our computation of the normal specimens, since the presence of the parasite profoundly affects the structure of the crab as will be shown in a future work.

The normal uninfected specimens of the male occur during the breeding season (February to August) under three chief forms which

Fig. 1.

Fig. 2.

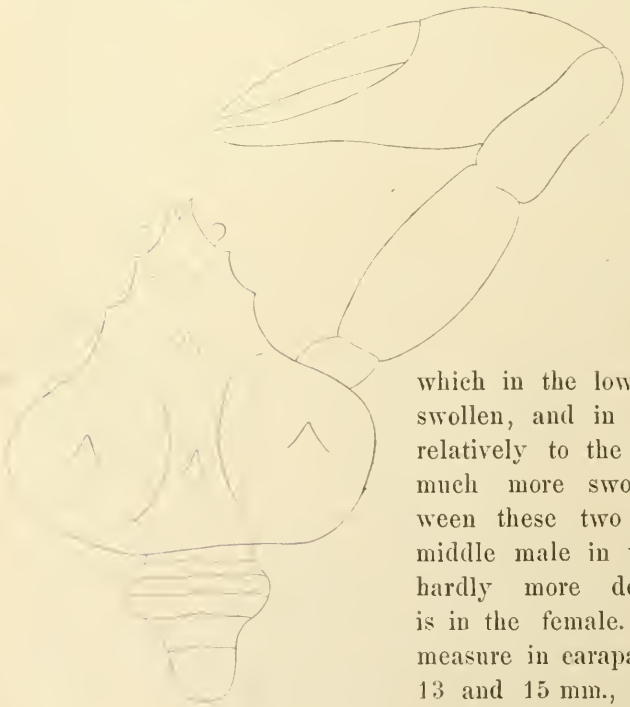
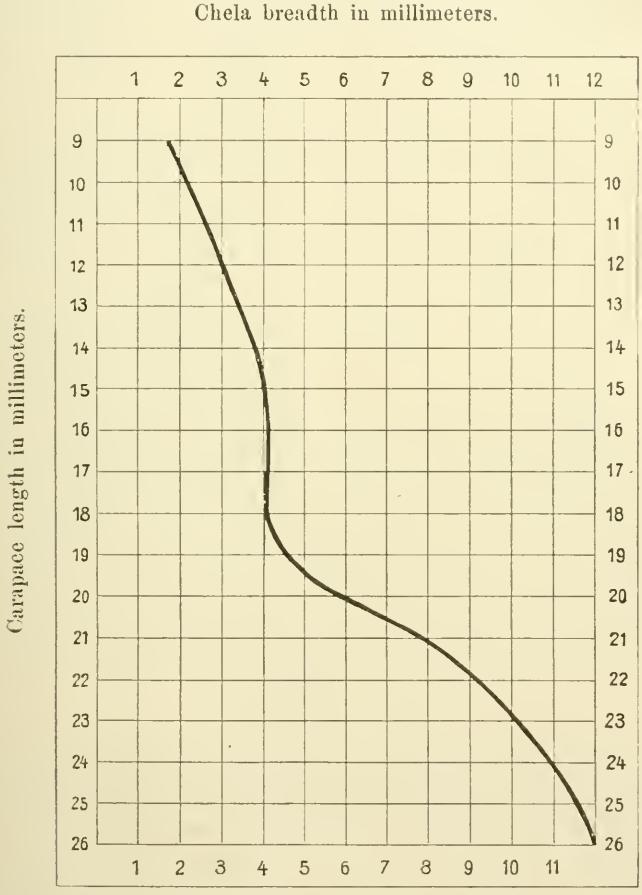


Fig. 3.

I term low, middle and high. These are drawn schematically in the Text Figures 1, 2 and 3 respectively. The secondary sexual character affected is the chela, which in the low males is slightly swollen, and in the high males is relatively to the size of the crab much more swollen, while between these two types comes the middle male in which the chela is hardly more developed than it is in the female. The low males measure in carapace length between 13 and 15 mm., the middle males 16—18 mm., and the high males 19—26 mm. During the breeding season the number of middle males is small, compared to the frequency of the other two types. We may express the relation

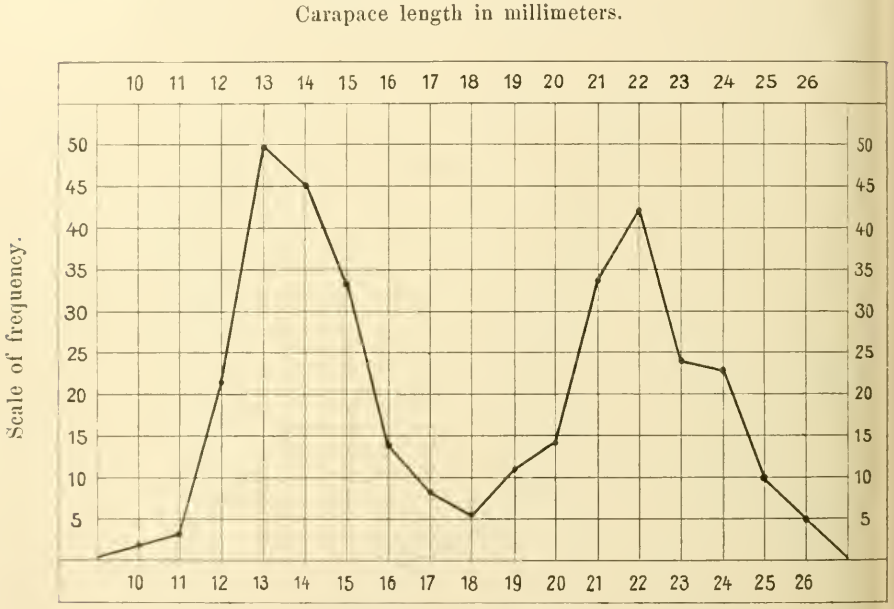
between the general size of the male and the degree of development of the chela by the curve of average growth given in Diagram 1 which was made from measurements on 496 males taken at random during the breeding season.



Textfigure 4 (Diagram 1).

The curve is constructed from Table 1 in Appendix 2 (see below page 338) by drawing a line through the average chela breadth associated with each particular carapace length, and the shape of the curve expresses clearly the fact that in crabs between 15 and 19 mm. carapace length there is no average increase of breadth in the chela, and that the increase in breadth is more rapid in crabs after 19 mm. carapace length than between 9 and 15 mm. The same thing applies to the average chela length, so that it is growth in the

whole chela that is arrested at the middle stage. Now among the middle males, there also occur a very small number of crabs measuring between 16 and 19 mm. in carapace length, which exhibit a swollen chela intermediate between the low and high males. The very low frequency with which such crabs occur is exhibited in the Frequency Curve Diagram 2.



Textfigure 5 (Diagram 2).

This curve shows the frequency with which males of all sizes with swollen chelae occur during the breeding season, the middle males with flat chelae being omitted. It is seen that there are two modal points of greatest frequency, one at 13 mm. carapace length, the other at 22, and these correspond to the low and high males respectively. Now if we dissect a large number of crabs with swollen chelae during the breeding season we find that in all cases the testes are very large and spermatogenesis is in full activity, but the testes of males with flat chelae are obviously reduced and sections show that spermatogenesis is in abeyance. The curve in Diagram 2 represents, therefore, a sample of the breeding males of the population under consideration, which are thus seen to be essentially differentiated into high and low forms. What then is the explanation of the middle males with flat chelae, which take no

active part in the breeding season? The explanation of their occurrence is given by examining the males that occur during the winter months, when reproduction is not going on. We find at that season a few high males, presumably left over from the passed summer, but instead of any low males we have an assemblage of crabs measuring from 5—19 mm. carapace length, all of which exhibit the flat type of chela and reduced testes. What happens is this: the low males before they can take part again in the breeding season have to pass through a period of active growth in which the sexual functions are suppressed, in order to attain to the condition of high males. This period of growth and sexual suppression is generally passed through in the winter, but this is not necessarily the case, and so we have the phenomenon of the middle males with flat

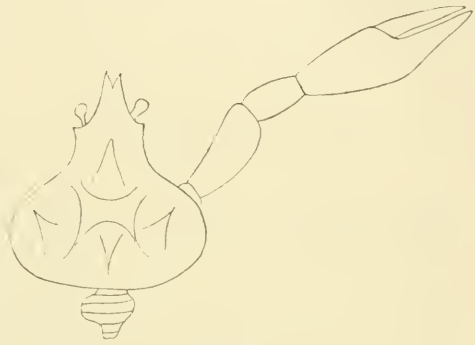


Fig. 6.

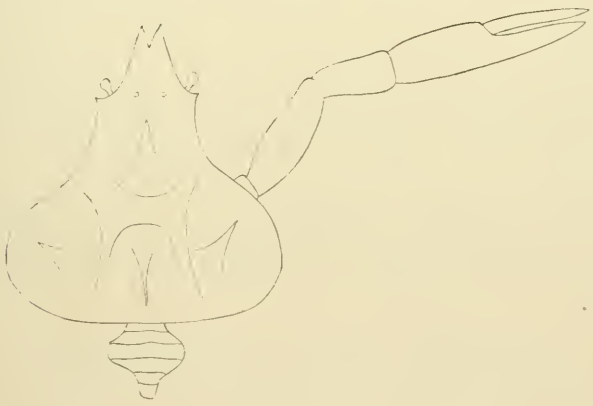


Fig. 7.

chelae and nonfunctional testes occurring in the breeding season, while the breeding males are differentiated into high and low forms.

B. *Inachus thoracicus*. This species is closely allied to the foregoing, but is clearly differentiated in its greater relative length, in the larger size of the dorsal tubercles, and by the presence in the male of a large ventral shield. I have not been able to examine

a large series of males, but it appears that a similar phenomenon of dimorphism also occurs in this species. Figures of low, middle and high males are given in Textfigures 6, 7 and 8 respectively.

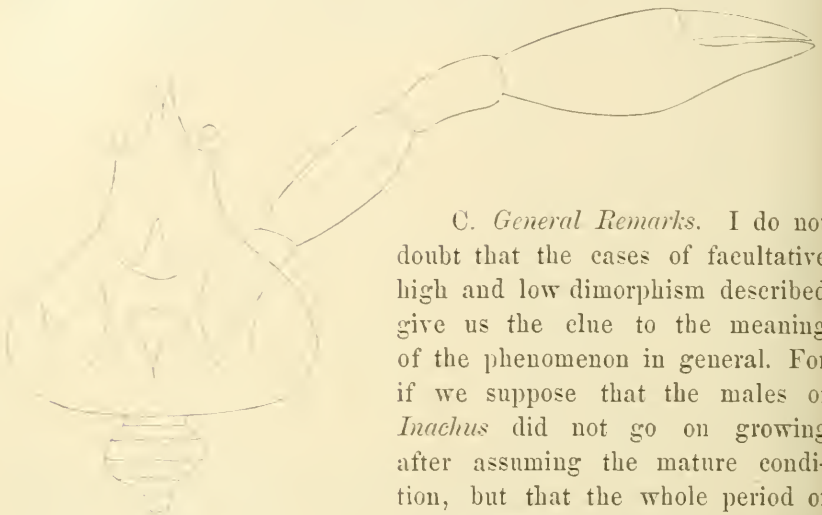


Fig. 8.

C. *General Remarks.* I do not doubt that the cases of facultative high and low dimorphism described give us the clue to the meaning of the phenomenon in general. For if we suppose that the males of *Inachus* did not go on growing after assuming the mature condition, but that the whole period of growth was relegated to a larval state, we should have a case of definitive high and low dimorphism in the males. As it is, however, we have the resumption in the middle males of a kind of larval immature condition which occurs after a temporary assumption of the sexual state in the low degree. This phenomenon points to an antagonism between growth and sexual maturity as the explanation of the occurrence of high and low dimorphism, an antagonism which is widely evidenced in organic nature. But to go further into this matter at present would be a digression from our main descriptive theme.

3. Definitive high and low dimorphism.

A. *Gnathia maxillaris.* In a small paper in this journal (6) I described some facts which appeared to show that there were two critical periods for the transformation of the larva into the adult male, firstly when the larva had reached about 2 mm. in length and again at about 5 mm. It will be remembered that the larva of *Gnathia* which undergoes metamorphosis into the adult is a swollen ectoparasite on fish known as Praniza, but another larval form occurs which I called the giant segmented larva, and this is most fre-

quently met with measuring about 4 mm. This latter larval form never metamorphoses into the adult, but probably attaches itself again to a fish and does not become adult until after passing again into the Praniza state. Although all the points contended for in my paper were by no means satisfactorily proved, the following facts are certain.

1. The adult male does not go on growing after attaining maturity.

2. Its range of size is immense, varying in the males from 1—8 mm.: this range of size being dependant on the amount of time spent in the larval life.

3. A large sample of males collected during full breeding-time fell into a distinctly bimodal curve in relation to size.

4. Corresponding to the two modal sizes, the males fell into two groups which showed somewhat different frequencies with respect to the measurement of an index describing the shape of the mandible, but owing to the difficulties of measurement I cannot lay much stress on this point.

5. At certain points in the larval history, but especially at the period of medium growth, i. e about 4 mm., a special retrogressive larva occurred which never passes to the mature condition from that state.

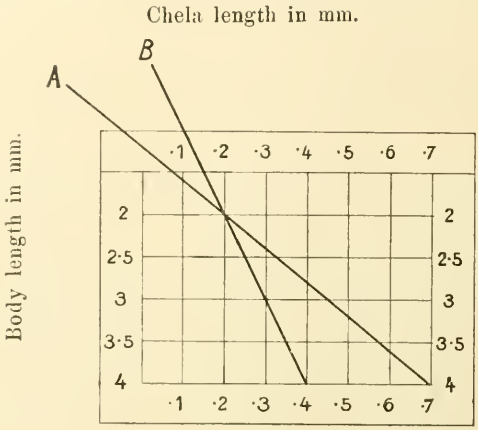
These facts appear to me sufficient to show that in this species in the Bay of Naples there is an antagonism between growth and maturity which tends to establish a division into high and low males.

B. *Leptochelia dubia.* (The reasons for assigning the limitations to this species are given in Appendix 1, pag. 333—335, and also the relation of the males I have found to those of Fritz Müller).

The males are distinguished from the females of this species by the greater size and different structure of the chela and of the first antennae. Males are figured in Plate 20, Figs. 1—2 and females in Figs. 11—13. The males up to the last ecdysis but one resemble the females; in the last ecdysis but one they assume the form shown in Fig. 10, and from this form they pass to the full adult condition which is permanent, the male ceasing to grow after this point.

The males differ greatly in size, from 2—4 mm. in length, and with this difference in size is associated a marked dimorphism, the larger males having immensely developed chelae (Fig. 7) while the

chela of the smaller males is quite disproportionately reduced (Figs. 8 and 9). This is indicated in the following diagram 3, which is constructed from Table 2, in Appendix 2.



Textfigure 9 (Diagram 3).

It is here seen that the line of actual growth A of the chela relatively to the body length, falls altogether outside the line of proportionate growth B. I have been unable to determine whether the high and low forms constitute a bimodal curve of frequency, but this appears highly probable from the fact that several species have been made out of them differing in the degree of development of the chela.

C. *Orchestia Darwinii*. According to Fritz Müller (1) the males of this species are sharply divided into two categories which differ in respect to the form and degree of development of the chela. If the males of both these forms were really adult members of the same species we probably have here a case of high and low dimorphism. Della Valle however in his Monograph on the Gammarini of the Bay of Naples throws doubt on Müller's observation, but not with very sufficient reason.

D. *Forficula auricularia*. The classical case of high and low dimorphism in the males of this species was described by Bateson & Brindley (2) from the Farne Islands. The 583 males, measured in respect of the forceps, fell into a markedly bimodal curve, and although measurements to show the correlation of this character with

the total length are not given, the authors state (Footnote p. 589): "There is nevertheless no doubt that the ratio of the length of the forceps to the total length is higher in high males than in low".

E. *Xylotrupes gideon* and the Lamellicornia. The dimorphism in *Xylotrupes gideon* has been described in Bateson & Brindley's paper already referred to. The curve representing the relative frequency of high and low males was markedly bimodal.

In the whole order of Lamellicornia, wherever highly differentiated secondary sexual characters occur, the essential feature of high and low dimorphism can be seen, i. e. the association of highly developed secondary sexual characters with a large size and their reduction with a decrease in size among the males of the species that exhibit the phenomenon.

F. Pectinicornia. The character here chiefly affected is the mandible of the male. The essence of high and low dimorphism is here also apparent in all the species showing sexual differentiation. The curve, however, obtained by Bateson & Brindley for a sample of *Lucanus cervus* was unimodal[1].

4. The correlation between the secondary sexual characters and the primary sexual character.

I am unable to enter very widely into this highly important aspect of the question without encroaching on a subject which forms the chief part of a work that I hope soon to publish. It is however well known from the facts of ordinary and parasitic castration, and of ovariotomy, and from observations on animals with abnormal genitalia that a close correlation exists between the primary and secondary sexual characters. I may also revert again to the facts described for *Inachus scorpio* (see page 316), where it was found that the middle males with flat female-like chelae always had reduced testes in which spermatogenesis was not active, as is also the case with low males in winter, when they too have flat chelae and small

[1] Certain cases of high and low dimorphism have been suggested by Giard (3) as due to the effects of parasitic castration. Although this may be the case in certain instances, it is hardly possible that a phenomenon of such wide distribution associated with particular stages in growth in totally different groups of animals can be always due to a parasitic affection. This is certainly not the case in the facultative dimorphism of *Inachus scorpio*, and it can hardly be doubted that we are dealing with essentially the same kind of fact there as in definitive dimorphism.

testes. This case is of particular interest to us because it proves that the form and development of the chela is correlated with the primary sexual development, and also that the phenomenon of high and low dimorphism is due to the assumption of particular states of sexual development at particular stages of growth.

I know of no observations upon the primary sexual development of high and low insects, but it can hardly be doubted that this class offers no exception to the universal rule that the secondary and primary sexual characters are here too closely correlated. But in the case of insects a special word of warning is needed. It has been proved in several cases (Oudemans 4 and Kellogg 5) for butterflies and moths that the destruction of the rudiment of the gonad in the larva has absolutely no effect on the development of the secondary sexual characters. This apparently contradictory result is only contradictory in appearance: because it is possible to prove, as I intend to show in another work, that the development of the secondary sexual characters in general is not due to the presence of a corresponding differentiated sexual gland, but that the differentiation of both the secondary and primary sexual characters is due to a third factor, which I will call the primary sexual development, and which may be uninfluenced by the destruction of the germinal cells at an early period.

It is confidently assumed here that the phenomenon of high and low dimorphism, both facultative and definitive, is due to a particular kind of evolution of the primary sexual development in the growth of the individual, such that the males tend to become split up into high and low forms differing both structurally and physiologically in their sexual nature.

5. Evidences of high and low dimorphism as a means of progressive differentiation.

The principle of high and low dimorphism has been shown to affect the males of various widely different species, and to constitute a differentiating factor within the limits of these species. We may now enquire whether this principle of differentiation may not extend outside the limits of a species and exert a controlling influence in the general evolution of organic groups. It appears that if this is the case we ought to be able to observe a certain relation between the male secondary sexual characters of the species which constitute

a group of this kind, a relation of such a character that on the whole the larger species should exhibit more highly differentiated sexual characters in proportion to their size than the smaller species. In other words in such a group of closely allied species, there should exist, besides high and low individuals within the limits of the species, also high and low species, if the principle of high and low dimorphism has exerted an influence on the evolution of the group. Now this is exactly what is found in no questionable manner in the groups which I have examined, in all of which the phenomenon of high and low dimorphism within the limits of the species is also apparent. These groups are the Tanaidae, Lamellicornia and Pectinicornia. We shall show that in these groups various series can be traced from species with larger males which exhibit the phenomenon of high and low dimorphism, to smaller and smaller species in which the secondary sexual characters of the males become more and more reduced, so that these smaller species are to the larger what low males are to the high males within the limits of a single species. It is not our purpose to maintain that this factor has been the essential factor in the process of specific differentiation, because in this process there are two possibly separate factors, firstly the factor of structural modification and secondly the factor of sexual incompatibility which prevents fertile intercrossing, but we can maintain with certainty that the principle of high and low dimorphism has played an important part in the structural modification of the group. The argument followed is one of phylogenetic reconstruction, and this is always hypothetical, but our advantage is this that it is indifferent to us which way the series leads whether from high to low or low to high, and indeed it does not matter whether the actual series we trace is a true one; all we require is a certain quantitative ratio between the size of the male and the degree of development of the sexual characters of the various closely related species in a group, and when this is proved our point is proved also. The method employed is necessarily a tedious one, as it must consist in the careful comparison of closely related forms.

A. Tanaidae. I have spent some time in working out the Tanaidae of the Bay of Naples and my results are given in detail in the appendix to which the curious reader may be referred.

Within the family of the Tanaidae certain genera stand apart such as *Tanais*, *Alaotanais*, *Anarthrura* and others: but there is a compact group of very closely allied species which do not exhibit

any marked break: this group includes the genera *Leptochelia*, *Heterotanais*, *Paratanais* and then the blind genera *Leptognathia*, *Tanaopsis*, and *Typhlotanais*. This group is held together by the possession of a comb on the chela (Pl. 20, Figs. 7, 21 etc.), by the form of the antennae in the male, and the absence of any other marked differences which split off certain of the other genera. The most perfect series from our point of view goes through the species of *Leptochelia* to *Paratanais*, *Heterotanais* standing apart through qualitative variations; and the passage from *Paratanais* to the blind genera, though I think certain, is not very immediate. Our method is first to describe the kind of high and low dimorphism that exists within the limits of a large species and then see if our series of allied species fits into any scheme with relation to it. The species chosen is *Leptochelia dubia*. There has been much difficulty with regard to the limits of this species and this is reasonably cleared up in the Appendix. The variation in size of 74 definitively adult males is given in Table 2; it extends from 2—4 mm.; and in the degree of development of the chela, as measured by the length of the forceps, it exhibits the phenomenon of high and low dimorphism very markedly. Figures drawn to scale of chelae of high and low males are given (Figs. 7, 8 and 9). The antennae of the male is long and has from 9—11 joints (Figs. 3 and 4). It must be noticed that low males have often longer and more numerous sensory hairs than high males (Figs. 3, 4, 5 and 6). (The relation of these high and low males to Fritz Müller's males is discussed in the Appendix). All the males have the mouth parts degenerate: up to the last moult they have the form shown in Figure 10. The adult oviferous females have the form shown in Figures 11—13; they measure about 3 mm. The chela is very different to that of the male, being much smaller and lacking the tubercles on the lower limb. The antenna also is quite different, being 3-jointed and destitute of sensory hairs. The uropod of the adults of both sexes has a 6-jointed endopod and a one-jointed exopod. During the larval stages the endopod steadily increases in size proportionately to the exopod, as shown in the series Figs. 14—17. We must now look for a moment more narrowly at the chela of the male. In Fig. 7 which depicts the chela of a high male it should be noted that the two serrated tubercles on the lower arm of the forceps are far apart, but much more nearly approximated in the low male Fig. 8, while in Fig. 9 the two tubercles are running together with a continuous line of serration between

them. Furthermore it should be observed that the comb of the small chela is very large compared to that in the large chela.

We have now to trace our series among the allied species. Firstly there is a form described by Dollfus (10), *L. corsica* which measures 5 mm., and he says in relation to the male: "La forme bien plus allongée des chélipèdes chez le mâle paraît cependant un caractère distinctive assez net." So we may conclude that this form besides being large is also high in regard to the chela. This is the only species of *Leptochelia* which is known to be larger than *L. dubia*. Passing to the smaller forms, the nearest is *L. inermis* (Dollfus) which measures 2—6 mm. This species has the chela in the male a good deal reduced, but the two tubercles are recognizable as such on the lower arm of the forceps. Compared to *L. dubia* therefore it is about middle-sized, and we see that it is low in respect to the chela. The uropod of this species has 4 joints in the endopod and one in the exopod; i. e. it is in a state comparable to the developmental stage of the uropod of *L. dubia* figured in Plate 20, Figs. 15—17. The next species in the series is *L. mercantilis* (see Appendix page 335 and Figs. 18—23). The male measures 1—5 mm., the female being larger 2.75, but the reduction in size of the male is the important point for us. Corresponding to this reduction we see that the cheliped is greatly reduced in size, being assimilated in its proportions to that of the female, while the two tubercles have become completely fused to form a continuous serrated ridge (Fig. 21). The chela comb is largely developed, and the antennae have long sensory hairs (Fig. 20) two characters which we saw beginning in the low males of *L. dubia*. Finally the uropod has the endopod 4-jointed and the exopod one-jointed (Fig. 23). Meantime the female of this species (Fig. 19) has not deviated in the least from the female of *L. dubia*, except that it is a little smaller and has quite constantly only 4 joints in the endopod of the uropod, when adult and oviferous, whereas the female *L. dubia* as constantly has 6 when adult, though in a developmental stage it passes through the 4-jointed condition of the adult in *L. mercantilis*. The exopod of *L. mercantilis* is still one-jointed but increased in size (Fig. 23).

The next species in *L. mergellinae* (Figs. 24—28). It is very closely allied to the foregoing but differs in being still further reduced in size (♂ = 9 mm., ♀ 1.3 mm.), and in correspondence the chela of male and female are closely similar (Figs. 26 and 27), the antenna has very greatly developed sensory hairs (Fig. 24), and the uropod has still further differentiated on the same lines as the preceding species,

having 4 joints in the endopod and 2 in the exopod (Fig. 28). This little form in its size, chelae, antennae and uropod forms a beautiful transition from the genus *Leptochelia* to *Paratanais*. *P. Batei* (Pl. 21, Figs. 40—43), a typical member of the genus, is a little smaller than *L. mergellinae*, and in correspondence the characters under consideration have progressed a little further than in the foregoing. The chela is yet more reduced (Fig. 40), the antennae (Fig. 42) more stumpy and with longer hairs, the uropod has the endopod and exopod both with 2 joints and practically assimilated, except that the endopod is a little longer and stouter (Fig. 43).

We have so got a perfect transition from *L. corsica* through *dubia*, *inermis*, *mercantilis*, *mergellinae*, to *Paratanais*. We have now to pass to the blind genera, *Leptognathia*, *Tanaopsis*, *Typhlotanais* (see Sars, Crustacea of Norway, Isopoda). The striking thing about these forms is the great discrepancy in size between the males and females. Thus in *T. laticaudata*, the male measures 1.4 mm. and the female 3.2 mm. and this is also the case with all the species the males of which are known. The male in the form of the chela, the antenna and the uropod betrays a distinct likeness to *Paratanais* (Figs. 44—46), but it is doubtful how nearly allied they are. These blind forms therefore by no means controvert our rule, because the males belong to a distinctly small category and in correspondence we find the chela reduced and the antenna and uropod developed in the way which we have found to be characteristic of the smaller forms.

The rather anomalous species included in the genus *Heterotanais* (Pl. 21, Figs. 29—39) differ qualitatively from the forms considered in several respects, especially in the curious broken form of the chela in the male and the swollen antennae of the female (Figs. 31 and 34). We are here confronted with a qualitative difference which is very hard to deal with and we shall find this also to a certain extent in the Lamellicornia.

We may now tabulate our series as follows, passing from large forms with highly differentiated chelae in the males, with long antennae provided with few and short sensory hairs, with an uropod in which the endopod is much longer than the exopod, to smaller and smaller forms in which these characters become progressively altered in a definite way. These forms are:

L. corsica

L. dubia { high / low } — *Heterotanais*

L. inermis

L. mercantilis

L. mergellinae — *Leptognathia*, *Tunaopsis*, *Typhlotanais*

Paratanais Batei

Now we have seen that within the species *L. dubia*, high and low males occur which differ from one another in two of the characters under consideration, namely the chela and the antenna; while the uropod having its two branches equalized is intelligible on the hypothesis that the smaller species have been split off at a so to speak larval stage in the growth of the larger forms.

The coincidence then of this high and low dimorphism within the species with the existence of high and low species in a compact group appears to me to point to the principle of high and low dimorphism as an important factor in their evolution. For besides their size and the characters which concern the secondary sexual characters and the uropod, the different species of this group are practically indistinguishable. There is one other fact which seems to me to show that these species are to be regarded as races which have been split up partly owing to changes in the stage of growth at which maturity is reached. And this is that the females of the smaller species appear to breed much faster and take less time in becoming mature than the larger forms, and this is the more marked the smaller the species is. Thus one finds more than half the females of *P. Batei* at all times of the year with eggs, but only a small percentage, perhaps 10 % of *L. dubia*. This appears to me to be of significance.

We must now look for parallel facts in the Lamellicornia.

B. Lamellicornia. It is impossible to maintain that the principle of high and low dimorphism is the sole factor in the evolution of the groups considered; we may go further and say that it is equally impossible to claim that the differentiation of the secondary sexual characters is solely due to this principle. Mr. Arrow, of the British Museum, to whose courtesy I am much indebted, pointed

out to me many peculiar features in the secondary sexual characters of the Lamellicornia, many of them concerning qualitative differences in colour and in structure which are quite impossible to bring under the quantitative rule under discussion. But a general review of the secondary sexual characters of the Lamellicornia, in so far as they are quantitatively estimable, affords the most convincing evidence of the presence of high and low dimorphism as a differentiating factor. From the mass of material which I have gathered, only a few most striking instances will be selected for discussion here. The two genera *Catharsius* and *Copris* belong to the Copridae verae. The males are distinguished from the females by the presence of a projecting thoracic ridge and a salient clypeal horn, which are rudimentary in the female. In *Catharsius* we may start from *C. molossus* (Textfigs. 10 and 11) a large form with a range of variability in total length from about 40—22 mm., the high males graduating into the low and so into the female condition in their secondary sexual characters. Now as the species of *Catharsius* get smaller and smaller the sexual differences in the thoracic ridge and the clypeal horn in the males and females become less and less, until we come to exceedingly small forms as *C. latifrons*, *inermis*, and *opacus*, measuring from 15—16 mm. in which there is no external difference in the sexes visible. (See Textfigs. 12 and 13 *C. latifrons*.

Fig. 10.

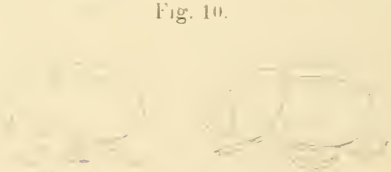


Fig. 12.

Fig. 13.

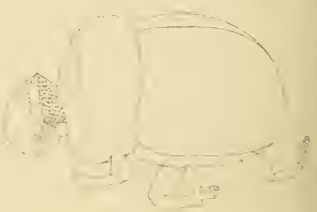


Fig. 11.

In the genus *Copris* the larger species have highly marked sexual differences, and here again we pass in a series to very small forms as *C. reflexus*, *minutus* and *lacriceps*, measuring about 11 mm., in which the males and females have been entirely assimilated by the suppression of the secondary sexual characters.

In this way the small species of *Catharsius* and *Copris* come to converge upon one another in the most remarkable manner, but

this they do only as concerns size and the suppression of the secondary sexual characters, because the structure of the keels on the outer edge of the tibia of the hind leg, a non-sexual character, differs more in the small species of *Catharsius* and *Copris* than in the large.

In these two genera then the development of the secondary sexual characters in the male is a function of the total size, and they afford very good instances of high and low dimorphic species.

The next genus selected is *Euchirus*, a genus of the Melolonthidae. Here a totally different structure is affected by the sexual differentiation, namely the forelegs which in the males are immensely elongated and furnished with antler-like tynes. *E. longimanus* is the largest species known but with a wide range of variation, at any rate from 81 mm. —58 mm. in total length, and the phenomenon of high and low dimorphism is markedly apparent.

From this species we pass by steps to the smaller forms *E. Macleayi* and *E. Parryi*, and so to *Proponaeus* in which the size is steadily reduced, and in correspondence the ratio between the total length and the length of the forelegs becomes also reduced, so that in the last named form, which differs generically in unimportant details from *Euchirus*, the forelegs of the male have very closely approached those of the female in proportions and structure.

In the next two genera selected, *Golofa* and *Dynastes*, members of the Dynastidae, we obtain excellent series, in which the males of the larger species of the genera as respects the thoracic and clypeal horns are high in comparison to the smaller species. In these cases we will give average measurements made up from a series of measurements for each species which included the extreme types as well as the average condition.

In *Golofa* we have:

	Mean body length	Mean ratio Clypeal horn / Body length
G. Porteri	60	0.44
G. cacus	41	0.27
G. aegeon	38	0.17

In *Dynastes*:

	Mean elytron length	Mean ratio Thoracic horn / Elytron length
D. hercules	46	1.4
D. hyllus	35	0.7

Now the species within the limits of each genus are very closely allied, being differentiated by constant but detailed differences in marking and structure, and they show this remarkable gradation in the degree of development of the secondary sexual character correlated with the total size.

Sufficient evidence has now been produced to show that several widely separated genera of the Lamellicornia follow the rule which was postulated to meet the supposition that the principle of high and low dimorphism within the limits of a species can be extended to a progressive differentiation in a group of closely allied species. It may be suspected that we have merely selected favourable and suppressed unfavourable evidence. This is not the case; the only instance in which an apparent contradiction to the rule is found is in the genus *Goliathus*, where the smaller species have not suffered a disproportionate decrease in the secondary sexual characters. Nor in the larger species can I find any evidence of the occurrence of high and low dimorphism within the limits of a species, so that even this single instance does not definitely contradict us.

C. Pectinicornia. Lacordaire divides the Pectinicornia into Lucanidae and Passalidae, but the Passalidae do not exhibit any high degree of sexual dimorphism, so I have neglected them. The Lucanidae are nearly all highly sexually dimorphic, the characters affected being the mandibles, and to a less extent the head, prothorax and legs. The mandibles of the male are often hugely developed, those of the female being always much smaller: and throughout the whole group the phenomenon of highness and lowness is of quite universal occurrence. That this factor has been an important, if not the most important, factor in the evolution of this group, is I think thoroughly borne out, but except in one or two genera we do not meet with quite such striking series as in the Lamellicornia, because long series of very similar species do not occur. We are also troubled by the great qualitative differences which exist between closely allied species, and even between individuals of the same species. Thus in certain species of the genus *Odontolabis*, e. g. *O. Brookeanus*, I have observed in three similarly sized males three quite different types of mandible. This kind of variation is evidently a kind of high and low polymorphism, but it is not at all strictly coincident with variations in size.

I do not intend going into the same detail with these beetles as with the Lamellicorns, since it would simply mean repeating the

same kind of evidence: but I will indicate which genera chiefly show evidence of our principle. In the genera *Pholidotus*, *Chiasognathus*, *Lamprima*, *Lucanus*, *Odontolabis* and *Cladognathus*, we do not get any long continuous series of species graduating into one another, but with a very high degree of generality it is found that the larger species are much more highly sexually dimorphic than the smaller, and there is no clear instance of the opposite case. In individual cases we get obvious instances of one species being high to a smaller and very closely allied low species.

The genus *Cyclomatus* gives a very perfect series of closely similar forms passing from the large *C. tarandus* where the mandibles may be as long as the body to smaller and smaller forms, until in *C. stryiceps* the highest males have mandibles less than half the body length. The genera *Hemisodorcus*, *Eurytrachelus* and *Dorcus* give similar but not such perfect series.

We have so far mentioned all the genera of Lucanidae without omission: the rest of the genera contain much smaller forms with their secondary sexual differences very much reduced; consequently in the majority of cases, it is hard to detect the presence of our principle. On the whole the Lucanidae afford very definite support and confirmation to the general law which was found to be of application to the Tanaidae and Lamellicornia, in this case the character affected being quite new, namely, the mandibles.

6. Conclusion.

In the foregoing paragraphs it has been shown that the differentiation of the males of many species of Arthropods into high and low forms is of wide occurrence in distantly related groups which show a high degree of sexual differentiation. The high and low dimorphism may be facultative, as in those cases in which the low male by growth passes through an intermediate condition to the high male, or definitive, as in those cases where growth ceases on the assumption of the mature condition. The development of the secondary sexual characters is strictly correlated with that of the primary sexual development, so that the condition of highness and lowness in the secondary sexual characters must stand in relation to some modification in the condition of the primary sexual development, as defined in Section 4.

In the Tanaidae, Lamellicornia and Pectinicornia evidence was produced to show that the differentiation into high and low males within the limits of a species has widely influenced the progressive differentiation among the different closely allied species of many groups.

Now this means that the modifications in the primary and secondary condition of various species which leads to high and low dimorphism within the limits of a species, have operated progressively in the evolution of these forms. There can be little doubt that these modifications are primarily induced by the conditions of life, especially of nutrition, acting upon the sexual organization of the male. For we know that the sexual organization is largely influenced by particular conditions of life, by nutrition and most strikingly by the presence of particular parasites, as is evinced in the phenomenon of Parasitic Castration. And it is well known to breeders of insects that the size to which the adult attains can be very greatly influenced by the amount and quality of nutrition supplied to the larva.

Now if we assume, as I believe we must, that the phenomenon of high and low dimorphism is an effect largely produced by the influence of external conditions on the sexual organization, it appears that this influence has operated continuously in specific differentiation. in other words that these influences have become inherited in some manner. But before dismissing this hypothesis as assuming the inheritance of acquired characters, we must reflect with what we are dealing. We are dealing with characters that do not primarily belong to the body, but to the reproductive organization. It is the reproductive organization that is affected in the phenomenon of high and low dimorphism, and so there is here not the same a priori difficulty in the transmission of such affections. as exists in cases where the body only is influenced. We are however in need of some material theory by which the modifications induced in the reproductive system can be transmitted through the germ cells to succeeding generations. A material theory of this nature is, I believe, afforded by a series of facts and experimental results, which I hope to describe in a future work, but to which I cannot further advert here.

Appendix 1. The Tanaidae of the Bay of Naples.

With descriptions of new species.

Leptochelia (Pl. 20, Figs. 1—17).

L. dubia = *L. dubia* (Kröyer) = *Algicola* (Harger & Dollfus) + *Savignyi* (Kröyer & Sars) + *neapolitana* (Sars).

Remarks. Since the species has received many names and has often been described and figured it is only necessary for me to give my reasons for believing that all the forms described under the various names given above are really only one species.

The female of this species was first described as *Tanais Savignyi* by Kröyer from Brazil (Nat. Tidskr. 4. Bd. p. 168 Tab. 2 Figs. 1—12) and the male as *T. Edwardsii*, but Dana had previously (1849, U. S. Expl. Exped. Crust. Vol. 2) suggested the generic name *Leptochelia* for *L. minuta*, an allied form. Kröyer also described what he considered another species as *T. dubius* from a single Brazilian specimen (loc. cit.), but this from his figure was evidently an immature specimen, because it had only 5 joints in the endopod of the uropod. It may therefor be ignored. Subsequently Bate & Westwood (British Sessile-eyed Crustacea) described *L. Savignyi* as *L. Edwardsii*; Harger (Report on Marine Isopoda of New-England) has described it as *Algicola*, and finally Sars in his work (Middelhavets Saxisopoda) made three species out of it, *L. Savignyi*, *dubia* and *neapolitana*. Professor Sars, courteously replying to my enquiries, admits that the examination of a larger material than was at his disposal may break down the distinction between his three forms. After examining several thousand female specimens and about 80 males my conclusion is that these three forms constitute one species which in future should be known as *L. dubia*.

The form described by Sars as *L. Savignyi* ♀ (our Fig. 10) is in reality an immature male of *L. dubia*, which passes through this stout form with 4-jointed antennae and rather powerful chelae before assuming the adult male state. Although females do occur (Fig. 13) occasionally with 4 joints in the antenna, these females do not have the stout body and chela characteristic of the *Savignyi* form. The typical *Savignyi* form, if examined by sections, are found to possess testes, and never ovaries, while it is possible, fairly

frequently, to see a *Savignyi* form with the antenna of the adult male telescoped up in the 4-jointed antenna of the younger stage.

The separate species made by Sars and others for *L. Savignyi* therefore entirely break down, this form proving to be an immature male of *dubia*. The distinction between the females *dubia* and *neapolitana* does not hold at all if a large series be examined.

Turning to the males Sars attempts to make distinctions on the number of joints in the antennae. Our 74 males in this respect graduate into one another quite perfectly, and in respect of every other character examined it was found quite impossible to split them up into more than one species.

The total number of joints in the antennae of our males were as follows:

No. of joints	9	10	11	12
Frequency	16	37	18	1

and 2 specimens had 9 joints in one antenna and 10 in the other.

Now Sars' 3 kinds of male are separated as follows:

L. Savignyi ♂	9 joints in whole antenna
L. dubia ♂	12 joints
L. neapolitana ♂	8 joints.

There is another point to be discussed. Fritz Müller in his Für Darwin describes a very pronounced form of dimorphism among the males of a species of Tanaid which he calls *T. dubius* (?) (Kröyer). The figure which Müller gives leaves no doubt that he was dealing with our form *L. dubia*, or at any rate with a very closely allied species. He states that the males of this form in Brazil occur under two quite different forms, the one with highly differentiated chelae and short sensory hairs on the antennae, the other with femalelike chelae and antennae with long and numerous sensory hairs.

Since Müller, no one has seen the second of these forms. Dohrn (9) suggested that a small male which he found in company with *L. dubia* and to which he could supply no female might be this form, but this male has turned out to be *Heterotanais anomalus* (Sars) to which I have discovered the female (see below). Now with regard to Fritz Müller's statement it is true that the males of *L. dubia* exhibit a kind of dimorphism which we have described in some detail on pp. 319 and 324, and this dimorphism approaches

the condition described by Müller, but is never so marked nor is it discontinuous, the types graduating into one another. We must therefore admit for the present that although the kind of dimorphism described by Müller does not occur in the Mediterranean *L. dubia*, there is a possibility that the Brazilian species has progressed further on the same lines and that the two forms of male described by Müller really do belong to one species. On the other hand the forms discovered by me and to be now described, namely *L. mercantilis* and *mergellinae* and also Dollfus' form *L. inermis*, correspond very well with Müller's low male, and since these species may be found mixed up with *L. dubia*, and their females are only distinguishable from *L. dubia* ♀ by the less number of joints in the uropod, it is quite possible that Müller has mixed up two species. It appears to me that the only way this matter can be settled is by examining the Brazilian species. Stebbing's suggestion that the low male of Müller was in reality an immature form is I think wrong; the immature male of *L. dubia* is the form which has been described as *L. Savignyi*: and there is no evidence of the existence of a form intermediate between this and the adult male. *L. dubia* occurs at Naples all round the shore and at moderate depths, especially among the coralline algae.

L. mercantilis. — New species. — Pl. 20, Figs. 18—23.

Male. Length 1.5 mm., Breadth 0,25 mm. Mouth parts completely degenerate as in *L. dubia*. 1st antenna has 7 joints, sense-hairs not very numerous, about 4 to each joint of flagellum, but slightly longer than in *L. dubia*. Eyes poorly developed. Chelae not more strongly developed in male than female; biting edge of carpopodite continuously serrated; comb has 14 bristles. Uropod has endopod with 4 joints; exopod with 1 joint, longer than in *L. dubia*.

Female. Length 2.75. Very hard to distinguish from *L. dubia* ♀, the only constant distinguishing features being (1) the endopod of uropod has 4 joints, exopod being one jointed but conspicuous; (2) 1st antenna which is 3-jointed has middle joint always tinged with purple.

This species occurs in fair abundance in the Porto mercantile and militare among the polyzoan *Bugula purpurotincta* on which it feeds, the whole body containing oil drops whose colour is plainly derived from the Polyzoan. In this material no other Tanaid occurs, but where the Polyzoan is mixed with coralline alga, *L. dubia* may

be mixed with *L. mercantilis*. There can be no doubt however that the two are quite distinct though very closely allied species.

L. mergellinae. — New species. — Pl. 20, Figs. 24—28.

Male. Length 0.9 mm. Mouth parts degenerate as in preceding. 1st antenna has 8 joints, the proximal joints of flagellum being rather swollen: sensory hairs numerous and long. Eyes well developed. Chelae very similar to those of *L. mercantilis* in every particular; comb has 11 bristles. Claws on walking legs very long. Uropod has endopod of 4 joints, exopod of 2.

Female. Readily distinguishable from females of *L. dubia* and *mercantilis* by their small size and uropod, which has a 4-jointed endopod and 2-jointed exopod.

This species occurs in no great abundance at Posillipo and Mergellina in rather muddy material consisting chiefly of the roots of *Posidonia Carolinii*. It affords a very beautiful transition to *Paratanais Batei*.

Heterotanais.

H. anomalus (Sars) ♀ nov. (Pl. 21, Figs. 29—35).

Male. Described by Sars (Middelhavets Saxisopoda). Chela brush has 11 bristles.

Female. 1.5 mm. long. At once distinguished from young *Leptochelia* by the short and very stout 1st antenna, the presence of two joints in the exopod of the uropod and 4 joints in the endopod. The joint of the cheliped which precedes the chela has an overlapping lobe.

Dohrn (9) discovered the male of this species, and as it occurred mixed with *L. dubia* and there appeared to be no female corresponding to it, he suggested that it was Müller's low male of *L. dubia*. Sars found the male again but though he did not discover the female, he believed on general grounds that it belonged to a separate species. Dohrn's suggestion must now be finally given up as I have found the oviferous female corresponding to the male, and also the male and female of a similar closely allied species. *H. anomalus* occurs in very small numbers mixed up with *L. dubia*.

H. magnus. — New species. — Pl. 21, Figs. 36—39.

Male. Length 2.5 mm. Very similar to *H. anomalus* save in size, but first antenna has more joints, viz. 13 as against 10, and the chela is more strongly developed, with 17 bristles in comb.

Female. Length 3 mm. Resembles in all particulars *H. anomalus* but is far more strongly built and the 1st antennae are even more swollen.

This species is separated from *H. anomalus* because it never occurs mixed up with it and inhabits a totally different station, viz. the deeper water and muddy material of Posillipo and Mergellina. Otherwise I should call it a "high" variety of *H. anomalus*.

I now append a list of the species of Tanaidae found by me in the bay.

Tanais rittatus ♂ and ♀ rare. All stations.

T. Cavolinii ♂ and ♀ rare. All stations.

Paratanais Batei ♂ and ♀. 2-3 meters in *Amphioxus* sand.

Tanaopsis laticaudata ♂ and ♀. Deep muddy material. Mergellina.

Leptognathia brevimana ♂ and ♀. Same material as above.

Pseudotanais mediterraneus. Only ♀. Same material.

Leptochelia corsica. Only ♀. Coralline algae on Posillipo shore.

L. dubia ♂ and ♀. Very abundant in coralline algae at Santa Lucia.

L. mercantilis ♂ and ♀. In *Bugula purpurotincta* at Porto militare and mercantile.

L. mergellinae ♂ and ♀. At Mergellina, deepish water.

Heterotanais anomalus ♂ and ♀. With *L. dubia*.

H. magnus ♂ and ♀. Mergellina and Posillipo.

Appendix 2.

Table 1. Correlation of chela breadth and thoracic length, *I. scorpio* ♂.

Chela breadth in mm.

Carapace length in mm.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
9	2												2
10	8	3	1										12
11	1	18	3										22
12		23	22										45
13		12	39	10									61
14		4	20	24	1								49
15		2	3	26	7								38
16		5	11	4	6	4							30
17			15	4	6	2							27
18			10	7		2	4						23
19			5	9		2	6	3					25
20			2	6	1		2	12					23
21						1	1	17	12	4			35
22								3	25	13	1		42
23									7	14	3		24
24									2	12	8	1	23
25										2	5	3	10
26										1	1	3	5
	11	67	131	90	21	11	13	35	46	46	18	7	496

Table 2. Correlation of chela length and body length, *L. dubia* ♂.

Scale of chela length in mm.

Scale of body length in mm.	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7		
2	6	18	4	1				29	2
2.5		5	12	8	2			27	2.5
3				3	8	3		14	3
3.5					1		2	3	3.5
4							1	1	4
	6	23	16	12	11	3	3	74	
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7		

List of Literature.

A. Referring to high and low dimorphism.

1. **F. Müller,** Facts for Darwin. Chap. 4. London 1869.
2. **W. Bateson & H. H. Brindley,** On some cases of variation in secondary sexual characters. in: Proc. Z. Soc. London f. 1892, 1893 pag. 585.
3. **A. Giard,** Dédoublement des courbes de Galton. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) Tome 1 1894.
4. **J. Th. Oudemans,** Falter aus castrirten Raupen. in: Z. Jahrb. Abth. Syst. 12. Bd. 1898 pag. 71.
5. **V. L. Kellogg,** Influence of the Primary Reproduction Organs. in: Journ. Exper. Z. Baltimore Vol. 1 1905 p. 601.
6. **G. Smith,** Metamorphosis and Life history of *Gnathia maxillaris*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 16. Bd. 1904 pag. 469.

B. Referring to Tanaidae.

7. **H. Kröyer,** Nye Arter af Slägten *Tanais*. in: Nat. Tidskr. 4. Bd. 1842 pag. 167.
8. **G. O. Sars,** Revision af Gruppen: Isopoda chelifera. in: Arch. Math. Naturv. 7. Bd. 1881.

—— Nye Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. 3. ibid. 11. Bd. 1886 pag. 263.

—— Crustacea of Norway. 2. Isopoda. 1899.

9. **A. Dohrn,** Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden 2. Heft. Leipzig 1870 pag. 129.
10. **A. M. Norman,** British Isopoda chelifera. in: Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 3. 1899 pag. 317.
11. **A. Dollfus,** Campagnes de la Melita. Tanaidae récoltés par M. Ed. Chevreux [etc.]. in: Mém. Soc. Z. France Tome 11 1898 pag. 35.

Explanation of Figures.

The magnifications are only given approximately. Figures 7, 8, 9, 21, 22, 26, 28, 38, 40, 41, 44, 45 representing chelae are all drawn to the same scale.

Plate 20.

Figures 1—17 refer to *Leptocheliа dubia*.

Fig. 1. High male. × 22.
Fig. 2. Low male. × 22.
Fig. 3. 1st antenna of high male. × 50.
Fig. 4. 1st antenna of low male. × 50.
Fig. 5. First 3 joints of 1st antenna, high male. × 125.
Fig. 6. First 3 joints of 1st antenna, low male. × 125.
Fig. 7. Chelae of high male. × 125.
Fig. 8, 9. Chelae of low males. × 125.
Fig. 10. Male, before last ecdysis. × 54.
Figs. 11—13. Females, different types. × 54.
Fig. 14. Uropod of larva taken from brood pouch. × 125.
Figs. 15—17. Stages in developement of uropod. × 125.

Figures 18—23 refer to *L. mercantilis*.

Fig. 18. Male. × 22.
Fig. 19. Female. × 22.
Fig. 20. 1st antenna of male. × 125.
Fig. 21. Chela of male. × 125.
Fig. 22. Chela of female. × 125.
Fig. 23. Uropod. × 125.

Figures 24—28 refer to *L. mergellinae*.

Fig. 24. Male. × 70.
Fig. 25. Female. × 70.
Fig. 26. Chela of male. × 125.
Fig. 27. Chela of female. × 125.
Fig. 28. Uropod. × 125.

Plate 21.

Figures 29—35 refer to *Heterotanais anomalus*.

Fig. 29. Male. × 54.
Fig. 30. Female. × 54.
Fig. 31. Chela of male. × 100.
Fig. 32. Chela of female. × 100.
Fig. 33. 1st antenna of male. × 100.
Fig. 34. 1st antenne of female. × 100.
Fig. 35. Uropod. × 100.

Figures 36—39 refer to *H. magnus*.

Fig. 36. Male. × 40.
Fig. 37. Female. × 40.
Fig. 38. Chela of male. × 125.
Fig. 39. Uropod. × 125.

Figures 40—43 refer to *Paratanais Batei*.

Fig. 40. Chela of male. × 125.
Fig. 41. Chela of female. × 125.
Fig. 42. 1st antenna of male. × 125.
Fig. 43. Uropod. × 125.

Figures 44—46 refer to *Tanaopsis laticauda*.

Fig. 44. Chela of male. × 125.
Fig. 45. Chela of female. × 125.
Fig. 46. Antenna of male. × 125.

The Structure and Development of the Nephridia of Arenicola cristata Stimpson.

By

Ralph S. Lillie.

With Plates 22—25 and one Textfigure.

1. Introductory.

The nephridia of *Arenicola* were first suggested to me as a subject of anatomical and embryological investigation by Dr. C. O. Whitman, during the season of 1896 at the Marine Biological Laboratory of Wood's Hole. The work then begun was subsequently interrupted for a time; and the greater part of the work described in the following paper was completed during the years 1898—1901, at the Marine Biological Laboratory and in the Hull Zoölogical Laboratory of the University of Chicago.

I take pleasure in expressing my best thanks to Dr. Whitman for his continued interest and criticism. My thanks are also due to Dr. C. M. Child of the University of Chicago, for much helpful information, especially with reference to the early development; and to my brother, Professor F. R. Lillie of the same University for constant and valuable assistance.

The nephridia of several species of the genus *Arenicola* have been at various times figured and briefly described in systematic or anatomical treatises; and in several instances have been made the subject of special investigation. Claparède (1868) and Fauvel (1899) have given brief descriptions of the nephridia of *A. Grubii* and *A. ecaudata* respectively. The greater number of such studies have been made on *A. marina*; investigations on the nephridia of this form have been made by Cosmovici (1880), Cunningham (1887), Benham (1891, 1893), Kyle (1896); and more recently by Gamble &

Ashworth (1898, 1900), who in their two important papers on the anatomy and affinities of the Arenicolidae have added materially to our knowledge of these organs. The second paper of these authors (1900) contains a comparative account of the anatomy, relations, and vascular supply of the nephridia of five species of the genus, viz: — *A. marina* Linn., *A. cristata* Stimpson, *A. Claparedii* Levinsen, *A. Grubii* Claparède and *A. ecaudata* Johnston; the authors have also given a summary of our present knowledge of the anatomy and histology of the adult nephridia, and have added a brief account of the condition of the organs in earlier developmental stages, so far as this has as yet been ascertained.

Our knowledge of the larval development of *Arenicola* has, however, until recently been too limited to admit of a detailed study of the mode of origin of the nephridia, and of the condition of these organs at different periods in the life-history. Benham (1893) and Gamble & Ashworth (1898, 1900) have contributed a few observations on the nephridia of certain post-larval stages. Their observations were made on relatively few specimens which in all cases were well-advanced in development. Accordingly, we have had as yet no detailed account of the origin, growth, and histological differentiation of the nephridia in *Arenicola*. One reason for this deficiency seems hitherto to have been the difficulty of obtaining the material for such an investigation. In my own studies, however, instead of depending upon the slow and precarious methods of digging and tow-net collecting, I have found it more practicable to rear the larvae artificially: in this manner it has been found possible to secure all the material necessary for a detailed examination of the larval development from the early free-swimming period up to a stage at which the adult characteristics are essentially complete.

The aim of the present study has been to complete so far as possible our knowledge of the origin and histological differentiation of the nephridia, and to determine to what extent the peculiarities of the adult nephridium gain an explanation through the conditions of larval development. The relations of the nephridia to the body-segmentation and to the septa, and the manner of development of the different portions of the organ — nephrostome, glandular portion and terminal vesicle (whether separately, or by differentiation from a single embryonic rudiment) — are matters that have received especial attention. There has also been added a brief account of the anatomy and histology of the adult nephridium, draw-

ing especial attention to a few peculiarities that have hitherto apparently escaped observation.

2. Technique.

The adult nephridia are best prepared for histological study by fixing in HERMANN's fluid for 15 to 30 minutes, and then transferring immediately to MERKEL's fluid (WHITMAN's modification, with equal parts 1% chromic acid and 0.25% platinic chloride), where they are allowed to remain for one to three hours. They are then washed in distilled water and transferred to alcohol as usual. The treatment with MERKEL's fluid prevents excessive blackening; the fixation is apparently very faithful and the cilia are well preserved. The sections were mostly 7.5 μ in thickness. The reduced osmium may be still further removed from the sections by leaving the slides over night in a mixture of alcohol and hydrogen peroxide (usually composed of about one part commercial H_2O_2 to three parts strong alcohol, mixed immediately before using). The tissues are by this treatment almost entirely freed of the osmium and left in a suitable condition for staining. The most satisfactory stain was found to be HEIDENHAIN's iron haematoxylin, with a counter-stain of erythrosin. For study with oil-immersion objectives, the best mounting medium proved to be thickened cedar-oil (immersion oil). This medium hardens slowly, but has the advantage of producing a perfectly homogeneous and transparent lacquer of great permanence and of almost the same refractive index as that of the oil in which the lens is immersed. Very clear and sharp images are thus obtained with the highest powers.

The larvae were fixed by a great variety of methods, of which only a few proved satisfactory. Treatment with 1% osmic acid for 2 to 5 minutes, followed by MERKEL's fluid for 1—3 hours, gave fair preparations in many instances. The best fixative for general purposes proved to be HERMANN's fluid (2—5 minutes), followed by MERKEL's fluid (1—3 hours). In most instances, therefore, the larvae were fixed by the HERMANN-MERKEL method, and the sections (mostly 5 μ in thickness) were stained chiefly with iron haematoxylin and erythrosin as above described, and mounted in cedar-oil. Very clear and sharply differentiated preparations were thus obtained. The tissues were remarkably well preserved, delicate structures

such as cilia retaining, in favorable preparations, almost the normal appearance.

Young larvae of the swarming stage were best prepared by fixation in HERMANN'S fluid for two minutes, followed by MERKEL'S fluid for one hour. It is necessary to imbed such larvae as soon as possible after fixation; otherwise the yolk becomes so brittle as to render it practically impossible to secure unbroken sections. If imbedded and cut immediately after fixation, no such difficulty is experienced.

The succeeding descriptions are based upon the examination of a very large number of preparations, and all possibility of deception arising from imperfect preparations, abnormalities of structure in individual larvae, or failure to observe critical stages, has, it is hoped, been avoided.

3. General account of the larval Development with Especial Reference to Segmental Structures.

Arenicola cristata, Stimpson, the species upon which the entire following study has been made, is found in several localities in the neighborhood of Wood's Hole — most abundantly at North Falmouth, where the extensive sand-flats furnish ideal conditions for its development. The animals are found burrowing at a depth of 6 to 18 inches in the sand, which is deeply saturated with decaying organic matter: and in the summer months are in nearly all instances well developed and of large size (6—12 inches in length). For the larval stages, it has proved necessary to rely upon material reared in the laboratory, for it has been found impossible in any other way to obtain the requisite quantity of young larvae. I have frequently searched the sand with a lens in the hope of finding young Arenicolae, but always without success; the larvae, however, lend themselves so readily to artificial rearing that no difficulty has been experienced in securing in this manner an abundance of specimens of all stages.

The general characteristics of the adult *A. cristata* are sufficiently known from the descriptions of STIMPSON, VERRILL, GAMBLE & ASHWORTH, and others. The young free-swimming larvae have been briefly described by WILSON (Johns Hopkins Studies, 1883) and CHILD (Z. Bull. Vol. 1, 1897). In the present paper I shall give merely a short account of the general characteristics of the larval stages, omitting details that do not immediately bear on the problems under

consideration. Child (1900) has given an accurate account of the early development within the egg-membrane. My own descriptions will have reference to the metamorphosis and larval development up to a period at which most of the definitive external characteristics are complete.

Very little care is needed in order to preserve the larvae for weeks or even months in a healthy condition, and capable of growth and development. The egg-strings are placed in clean sea-water in large, flat, well-lighted dishes covered by sheets of glass to prevent excess of evaporation, and containing a few pieces of *Ulva* for aëration. It is advisable to change the sea-water at intervals of a week or ten days; otherwise the dishes require very little attention. The organic debris present, derived from minute Algae, particles of decaying *Ulva*, and the bodies of dead larvae, seem to furnish the larvae with sufficient food for the development of a fairly large proportion of their number. Under these conditions, larvae have been kept in the laboratory for periods of 14 to 15 weeks, apparently in a perfectly healthy condition and exhibiting all the normal activities. Development seems, however, to progress more slowly than under the natural conditions, for the largest specimens reared never exceeded a length of 15 mm., although exhibiting in other respects an almost perfect agreement with the adult in appearance, anatomical structure, and behavior. The food-supply is in all probability insufficient for rapid growth; this is indicated by the fact that if kept in sea-water to which carmine powder has been added the larvae usually exhibit a greatly increased rate of growth, especially in the early stages. It would no doubt be possible, by the employment of suitable methods of feeding, to rear them to more advanced stages than the above.

The larvae leave the egg-strings in from two to three days after oviposition, in the form of slightly elongated maggot-like free-swimming organisms (about 0.3 mm. in length), which exhibit a most pronounced positive phototaxis combined with negative geotaxis. As a result of these tendencies they swim rapidly to the light side of the dish and there gather in enormous numbers at the surface of the water. At this stage a larva possesses in addition to the peristomium (which is without setae), three setigerous trunk somites, in each of which are two paired sets of setae corresponding to the notopodial and neuropodial setae of the adult. The notopodial setae of each side are generally two in number, spoon-shaped and spear-

shaped respectively, and are elongated and already capable of a very considerable degree of protrusion and retraction. The neuropodial setae consist of a single short hook on each side of the ventral surface of each setigerous somite. As growth proceeds, additional hooked setae appear ventrally to those already laid down; at the swarming stage, however, a single hook only is as a rule present on either side in each somite. In the third setigerous somite, the setae in the majority of larvae are as yet incompletely formed; as elongation proceeds, however, they enlarge and acquire the same characteristics as those of the preceding somite. Locomotion in the swarming stage is effected by means of the two ciliary rings, prototroch and paratroch; these are connected by a median ventral band of shorter and stouter cilia. The continued activity of the cilia propels the larvae at a uniform rate in a forward direction toward the source of light. On the prostomium are two simple "eye-spots", each of which consists of a compact clump of pigment or excretory granules on the surface of the brain. Large clear cells, apparently of a glandular nature, occupy a large portion of the prostomium, and similar but smaller cells are found at the posterior extremity of the body. These cells probably furnish, in part at least, the glutinous material by the aid of which the larvae later form the rough tubes in which they live subsequently to the termination of the swarming period. In fixed and stained preparations, the cells have a clear and reticulate appearance (Figs. 7 and 8, Plate 22); they diminish and disappear shortly after the beginning of the crawling and burrowing period.

The swarming stage apparently serves simply for the dissemination of the individuals of the new generation, and differentiation of internal organs remains very incomplete until after its termination. The intestine at this period still consists largely of yolk, and its lumen is as yet very incompletely formed. There is, however, a partial subdivision into oesophagus, stomach and rectum — a subdivision which becomes well defined shortly after the beginning of the crawling stage, and persists through part of the larval period and into adult life. Mouth and anus have not yet appeared; the anterior part of the intestine, however, which later forms an eversible proboscis, exhibits already a relatively high degree of differentiation (Fig. 7) — a peculiarity in evident correspondence with the early appearance of its activity and the important part which it plays in larval life. The brain, oesophageal ring and ventral

nerve cord, are continuous with one another and are well defined in the ectoderm of the anterior region of the body. Posteriorly, the ventral cord is less distinctly delimited from the rest of the ectoderm, passing gradually into the undifferentiated tissue of the growing zone. Numerous longitudinal muscle-fibres are closely applied to the inner surface of the body-wall, and fibres derived from this layer are already attached to the inner ends of the seta-sacs. No circular fibres, however, have as yet appeared; these arise later in development and apparently in an entirely different manner from the longitudinal fibrils, i. e. they appear in the ectoderm while the longitudinal fibres are somatopleuric (see below).

The free-swimming stage lasts for a period whose exact duration, in the case of an individual larva, is difficult of determination, but is probably from one to two days at normal summer temperature. At its close the larvae undergo the change which has been described as a metamorphosis: they lose their cilia, sink to the bottom, and adopt a crawling and burrowing and partially tubiculous mode of life which lasts for the remainder of their existence. This change takes place at about the time of formation of the fourth setigerous somite. The larva represented in longitudinal section in figure 8 (Plate 22), is undergoing the transformation; it has already lost most of its cilia; the mouth opening has broken through, and the proctodaeum is in process of formation; the intestinal yolk is evidently undergoing absorption, and the lumen has become more distinct.

The intestinal lumen quickly becomes spacious and continuous from end to end of the body; and in larvae of 6 or 7 somites the yolk has largely disappeared, and the intestine has begun its functional activity. The proboscis, by its continual eversion and retraction, fills the intestine with the surrounding débris, playing at the same time an important part as a burrowing organ, in which form of activity it is assisted by the action of the setae and the muscles of the body-wall. From now on, the habits remain uniform and seem in all essential respects identical with those of the adult *Arenicola*. The material introduced by the proboscis into the intestine is passed through the latter, and the contained organic matter furnishes the sole food-supply of the developing larvae.

With the assumption of the definitive life-habits is associated a change in the reactions towards light and towards the contact of solid bodies. The larvae become negatively heliotropic, exhibiting

a marked tendency to become oriented with the anterior end directed away from the source of illumination, and thus eventually, as a result of the continued crawling movements, to gather in regions remote from the source of light. The other marked peculiarity which now first makes its appearance is a tendency to bring as large a portion as possible of the body-surface into contact with solid bodies (positive stereotropism or thigmotaxis). Larvae freed from adhering solid particles, and placed in a vessel containing loose finely divided débris of any kind, invariably exhibit restless squirming and crawling movements, which continue until the body is once more in contact on all sides with solid particles. When these particles consist of loose sand-grains, diatom-shells or similar light, finely-divided material, the result is that the animal soon becomes enclosed in a rough tube formed by the adhesion of such particles to one another and to the body-surface by means of the abundant secretion furnished by the ectodermal glands. In this manner are formed the rough tubes in which the remainder of the larval period is passed. When the larva is freed from such a tube, the restless squirming movements are resumed, and continue until another tube has been formed. Tendencies such as these, when combined with the characteristic negative heliotropism, will, under natural conditions, plainly favor burrowing movements of the kind observed. Both forms of reaction apparently persist until adult life, and through them the characteristic behavior of the animal is largely determined.

After the close of the swarming period and the assumption of the burrowing habit of life, growth and elongation proceed steadily and uniformly until the full number of somites have been formed. Elongation is due, as in other Annelida, to the activity of a posterior growing zone, which occupies a position immediately anterior to the original situationof the paratroch (Figs. 7—10, Plates 22 and 23; 29—33, Plates 23 and 24). The large clear mesodermal and ectodermal cells of this region contain large nucleolated nuclei, frequently found in process of mitosis, and continually give rise anteriorly to new cells which constitute the basis of the newly forming somites. As each somite appears, it is divided off from the one next succeeding by a mesodermal septum; the growing zone thus retains unaltered its distinctive characters, and occupies a constant position relatively to the posterior end.

The short region posterior to the growing zone (post-mesodermal

region or pygidium) retains its characteristic peculiarities in an almost unaltered form throughout the whole of the development (Figs. 7—10, Plates 22 and 23; 29—33, Plates 23 and 24). Its ectodermal cells are small and vacuolated, and contain a granular yellow or brownish pigment, evidently of an excretory nature, which seems to accumulate in this region as the animal grows older — possibly because of its isolation from the rest of the larval body, and its lack of vascular supply. A sharp line of demarcation exists between the ectoderm of this region and that of the growing zone immediately anterior to it. The portion of the intestine contained in this region corresponds to the proctodaeum, and is separated by a valve from the entodermal portion immediately in front (Fig. 33, Plate 24). In its ventral wall is inserted a bunch of strong stiff cilia.

While the posterior portion of the larval body is undergoing elongation in this manner, differentiation of the more anterior somites is in progress. In young larvae (with fewer than nineteen somites), each somite possesses at its earliest appearance — in addition to its section of the intestine and the newly formed muscle-fibres of the body-wall — the rudiments of dorsal and ventral setae; and is separated from its neighbors by complete mesoblastic septal partitions (Figs. 9, 10; 29, 30, 31, 32). As growth proceeds, the septa become incomplete dorsally, and the adjacent body-cavities become continuous with one another. At the same time the setae become fully formed and functional; and the supra- and sub-intestinal blood-vessels, originally simple spaces between the opposed and thinned-out walls of the early mesoblastic somites (Figs. 8, 9), become well defined and of uniform diameter throughout.

The stomach, as described above, is at an early stage (see Figs. 7, 8, Plate 22) already sharply distinct from the oesophagus. Throughout the period now under consideration (from 8 to 18 somites), the oesophagus undergoes a continual backward prolongation in a manner presently to be described, and its region of junction with the stomach is thus gradually shifted backward from the second (Fig. 8) to the seventh somite, its definitive position. In histological structure, the walls of the oesophagus consist chiefly of a single layer of densely ciliated cubical epithelial cells. The stomach is of greater diameter than the oesophagus, and its walls, which are much thicker ventrally than dorsally, are composed of very characteristic large uniformly stained cells of homogeneous appearance. Along its ventral wall extends a ciliated groove continuous anteriorly with

the ciliated cells of the oesophagus and posteriorly with those of the rectum. Posteriorly, the stomach merges gradually in earlier stages into the undifferentiated posterior portion of the intestine; later its posterior limit becomes defined, though never with absolute precision; this limit is in the tenth or eleventh somite, where the stomach passes without abrupt transition into the posterior narrower portion of the intestine. This latter region (rectum) is in its anterior portion completely lined by ciliated cells continuous with those of the stomach; further backward the cilia become restricted to a longitudinal groove along the ventral wall; and as the growing region is neared, the cilia finally disappear, and the wall becomes composed of large clear cells few in number in cross section, and containing large nuclei (Figs. 21, 24, 30, Plate 23).

Both stomach and oesophagus are suspended to the dorsal body-wall by a mesentery in which runs the supra-intestinal blood-vessel. The sub-intestinal vessel runs along the ventral surface of the intestine, and presents a characteristic appearance from the large granular chloragogen cells which invest it. Posteriorly these cells merge gradually into the undifferentiated mesoderm cells of the growing zone (see Figs. 9, 10, 16, 17 etc., 30, Plates 22 and 23).

For the greater part of the above period the septa form incomplete transverse partitions extending obliquely backward from the ventro-lateral regions of the corresponding somites to the sub-intestinal blood-vessel. Each septum from the third to the tenth inclusive differs from the rest in being associated with the development of a pair of nephridia, which arise on either side in the mesoblast at the time of formation of the septum, and in continuity with the posterior face of the latter. Each nephridium which thus arises soon acquires the form of a minute intracellular tubule in the anterior region of the somite, opening through the septum into the body-cavity beyond by an aperture through which cilia project. The two earliest formed pronephridia, those of somites IV and V, persist for a short time only, and degenerate at a comparatively early period in the development. The remaining six pairs (in somites VI to XI inclusive) are directly transformed into the definitive adult nephridia. The somites behind the eleventh never give rise to such pronephridia, so far as my observation has extended. It is possible that pronephridia may occasionally appear in these somites, as might be expected from the fact that certain species exist (e. g. *A. ecaudata*) in which nephridia are normally present

in these somites; but of the numerous larvae that I have examined, not one has presented this condition, so that its occurrence is at any rate exceptional. The pronephridia of somites IV and V, on the contrary, appear with perfect constancy as normal features of the early development.

In other respects the development of the post-nephridial somites takes place (until the nineteenth somite is reached) in exactly the same manner as that of the more anterior somites as already described. The result is the formation of a chaetigerous anterior body-region which includes the first eighteen somites. The primitive septa are, as above explained, dorsally incomplete, so that the body-cavities communicate freely with one another throughout the greater part of this region. By the time of attainment of the nineteenth somite it is found, however, that the four most anterior somites have become separated from the others by muscular partitions which have arisen at the posterior boundaries of the first, third and fourth somites. These structures are the fore-runners of the three diaphragms of the adult; they do not represent the primitive septa of this region, but are formed independently of these in a manner presently to be described. The body-cavity from the posterior boundary of somite IV to the anterior boundary of somite XIX, is entirely without septa, and remains in this condition throughout life, forming the spacious undivided coelom characteristic of the Arenicolidae.

With the appearance of somite XIX, a marked change takes place in the character of the segmentation. The septum between somites XVIII and XIX remains complete, forming a membranous partition which persists throughout life and divides the anterior chaetigerous body-region from the region formed behind this limit. The somites now formed are narrower and shorter than those of the anterior region (see Plate 24, Fig. 33); they are furthermore entirely destitute of setae, and are separated from one another by complete septa. At the beginning of the time of formation of this region, its somites are not conspicuously narrower or shorter than those of the anterior region. As growth proceeds, however, the characteristic differences between the two regions become more evident, and are well marked by the time the total number of somites has reached the neighborhood of thirty. With a further increase in the number of somites, the dividing line becomes better defined, until finally, in larvae of 2—2.5 mm. length, the distinction between the two regions

is as distinct as in the adult. The posterior achaetous region undergoes relatively little further differentiation, and its somites exhibit throughout life an almost complete resemblance to one another. The addition of new somites continues in the usual manner until the definitive number has been attained, after which the growing zone loses its distinctive characters and becomes indistinguishable as such.

The disappearance of the growing zone and the cessation of somite-formation take place with great regularity at a stage of about 58 somites. The final number of achaetous somites is thus found to be approximately constant; it may be accurately determined by counting the septa in longitudinal sections of specimens in which the growing zone has disappeared. In such larvae the number is found to range from 38 to 40, and appears never to exceed or fall below this. The total number of somites formed in this species of *Arenicola* seems thus approximately constant (from 56 to 58); in adult specimens, however, the number actually found is generally conspicuously smaller than the above; the deficiency is readily accounted for as due to a loss of a portion of the posterior region by autotomy, which is of frequent occurrence in this section of the body.

Although the posterior region increases in absolute size with the growth of the animal, it undergoes little further differentiation, and remains throughout life in a primitive uniformly segmented and achaetous condition. The presence of both dorsal and ventral mesenteries, the regular repetition from end to end of complete septa, the simple uniform structure of the intestine and the regular metameric repetition of the circum-intestinal blood-vessels, are other characteristic features of this region all of them of a decidedly primitive kind. All of these features appear early in the development of the region, and persist throughout life.

With the anterior chaetigerous region the case is very different, and very extensive further alterations are necessary before the definitive structure is finally attained. Fig. 30, Plate 23 represents a sagittal section of a larva at a stage of about 8 somites. The metamerism, it will be observed, is expressed in a relatively simple manner: the ventral ectoderm is thickened at segmental intervals, and the septa, all of which are incomplete dorsally (except those just forming), extend from a region a little in front of the constriction upwards and obliquely backwards to the sub-intestinal blood-vessel. The first septum is inserted into the oesophagus immediately behind the proboscis, and into the body-wall almost at

the plane of insertion of the retractor muscles of the proboscis. The oesophagus extends backward through the second somite and joins the stomach near the anterior limit of the third somite; it is evidently undergoing elongation, as may be seen by comparing its extension at this stage with that found in the earlier stages represented in Figures 7 and 8. This backward prolongation is further indicated in the fact that the septa, which in earlier stages occupied planes approximately perpendicular to the long axis (Plates 22 and 23, Figs. 7, 8, 10), have acquired a pronounced slant upwards and backwards. It is to be carefully noted that at this stage the second septum is inserted almost at the anterior boundary of the stomach, while the third and fourth septa, whose line of insertion into the body-wall corresponds with that of the later formed diaphragms, are attached to the ventral blood-vessel at points far behind the anterior boundary of the stomach.

As the oesophagus elongates, the stomach is, as it were, pushed backwards, and the above mentioned backward slope of the septa becomes more marked (Plate 24, Fig. 36). This backward growth has the further result that when the second and third diaphragms are formed (in a manner shortly to be described), each becomes inserted into the oesophagus at a position well in advance of the stomach, although as just shown, this organ originally extends far in advance of the region finally occupied by the oesophagus. The stomach seems during these changes of position to undergo an extensive histolytic disintegration and reorganization to form the tissue of the oesophagus — a fact which must also be taken into consideration in accounting for the changes in the position of septa and diaphragms. These histolytic changes will shortly be described.

The most anterior septum occupies from the first a position immediately behind the line of insertion of the proboscidial retractor muscles (Plate 24, Fig. 35). As growth proceeds, the relations of these two originally independent structures become closer, and at the stage represented in Fig. 36 — in which twelve somites have been laid down — the two have become intimately associated with one another, although still distinguishable on close examination. This association of proboscidial muscles and first septum becomes in later stages more complete, and both eventually enter into the formation of the muscular first diaphragm. The posterior peritoneal wall of the adult diaphragm may be regarded as representing the original first septum.

The ventral portion of the second septum, which, like all the other septa behind the first, is intimately related to the subintestinal vessel, carries blood-vessels[1] (which are already laid down in the larva of Plate 24, Fig. 36) from the subintestinal vessel to the ventral body-wall of the second somite. These blood-vessels mark throughout life the original position of the second septum; this structure has thus nothing to do with the formation of the second diaphragm.

The second and third diaphragms, which in the adult form the posterior boundaries of somites 3 and 4 respectively, are formed independantly of the primitive septa, and represent entirely different structures from these — as shown by their method of formation, histological composition, and relations to internal organs. The second diaphragm begins its appearance at the time of formation of the eleventh or twelfth somite; and in most instances completes its extension across the body cavity during the time of formation of the next two somites. Plate 24, Fig. 36 represents the appearance in sagittal section of a larva of 13 somites, showing the appearance of the newly formed diaphragm under a low power. It will be observed that its line of insertion into the ventral body-wall coincides with that of the primitive septum. The latter structure persists for some time after the diaphragm is formed, and can be seen in its original position stretching diagonally upwards and backwards to the subintestinal vessel at the anterior border of the stomach. The diaphragm on the other hand, extends in a perfectly transverse direction completely across the body-cavity and is inserted into the oesophagus in a position a short distance in front of the stomach.

The formation of the diaphragm takes place through the interaction of several different and partly independent processes. At its first appearance (in a larva of 12 somites), it has the form of a purely membranous partition, inserted into the ventro-lateral region of the body-wall on a level with the primitive septum, and extending transversely to the oesophagus which it joins at a region

[1] Blood-vessels of essentially similar relations are later laid down in the post-diaphragmal septa; and, as will be shown later, the distribution of the segmental blood-vessels in the adult and especially their peculiar relations to the nephrostomata, are explained through the fact of their formation in the primitive septa, where they appear as spaces between the two lamellae (Plate 22, Fig. 9; Plate 24, Figs. 32, 33). Since the nephridia are from the first in intimate connection with the septa, the position of the nephrostomial blood-vessels thus becomes readily intelligible. These relations will be more fully dealt with in the division treating of the development of the nephridia.

immediately anterior to the stomach. At this stage, the diaphragm is incomplete dorsally and its muscular fibres are as yet altogether unformed. Large cells resembling in appearance the mesenchyme cells of earlier stages, are applied to its lateral regions and in the neighborhood of its junction with the oesophagus. These cells evidently play an important part in the formation of the diaphragmal muscle fibres, since the latter make their earliest appearance in regions closely corresponding with the distribution of the cells. At a stage of 12—13 somites, the diaphragm has increased considerably in extent; and muscle-fibres, which from the first show a continuity with the longitudinal muscles of the body-wall, are being laid down in its lateral regions. The extension across the body-cavity has in most larvae become complete by the time of appearance of somite XIV; and an uninterrupted partition, partly muscular, partly membranous, is thus formed at the posterior boundary of the third somite.

At this stage, the essential characteristics of the diaphragm are briefly as follows: at its lateral insertion it is entered on either side by muscle-fibres, continuous with the longitudinal fibrils of the body-wall; these extend completely across the diaphragm, passing below the oesophagus and forming a broad band of muscular tissue extending directly across the body-cavity from side to side. Large nuclei, belonging to the cells above mentioned, are applied to the diaphragm in the region of the muscle-fibres; at the insertion into the oesophagus this organ is constricted, and the muscular fibres and accompanying cells are especially well developed. In its median dorsal and ventral regions, however, the diaphragm still remains membranous and non-muscular.

It seems probable, from the appearances presented at this and later stages, that the cells applied to the originally membranous diaphragm contribute to the formation of its muscle-fibres, i. e., act as myoblast cells, resembling in this respect, the early mesoblast cells of the growing region which give rise to the longitudinal muscles of the body-wall (see below). At the same time the direct continuity of the diaphragmal muscles with those of the body-wall seems to indicate that fibres from the latter are being directly prolonged into the diaphragm by a process of ingrowth. The diaphragmal muscles would on this view have two sources; if, however, the muscle-fibres of the body-wall also increase in number by the activity of myoblast cells (as seems probable), these two modes of origin would be fundamentally identical in nature.

The third diaphragm does not appear until a somewhat later stage — typically at the time of formation of the sixteenth or seventeenth somite. Its manner of formation is in all respects similar to that of the second diaphragm. Its ventral insertion coincides with that of the fourth primitive septum; and the latter, as in the case of the third septum, may persist in its original position for some time after the diaphragm has become complete.

At this stage (17 somites), the oesophageal insertion of the third diaphragm is immediately anterior to the stomach. The oesophagus has thus evidently undergone an elongation of about the length of one somite since the time of formation of the second diaphragm. In later stages a section of considerable length intervenes between the oesophageal insertion of the third diaphragm and the anterior boundary of the stomach. Evidently therefore there is in progress a backward prolongation of the oesophagus. The manner in which this prolongation takes place is peculiar: it takes place in part probably by a process of simple backward growth; but it seems to be chiefly due to an extensive histolytic transformation of the anterior region of the primitive stomach. The nature of this transformation may be determined in part from the examination of longitudinal sections of larvae of slightly later stages. In a larva of 23 somites, both diaphragms are completely formed; and in the fifth somite, a short distance behind the third diaphragm, the changes alluded to are apparently in active progress. The oesophagus is here almost occluded by what appears to be a strong constricting muscle of deeply staining circular fibres, situated at the point of junction of oesophagus and stomach. The anterior stomach-region seems to be undergoing a process of dissolution preparatory to its transformation into oesophageal tissue. The typical unaltered stomach cells are lightly staining, and homogeneous in appearance; they are non-ciliated — except in a groove along the median ventral wall (Plate 23, Figs. 16, 17, 30) — and contain a few deeply staining granules. As the region of constriction is neared, however, their appearance undergoes a marked alteration; they become greatly narrowed and elongated, and drawn out at their inner ends apparently into long tapering flagella. Still farther forward the cells are vacuolated and largely broken down. On passing still farther forward the vacuolation becomes less marked; and finally the vacuolated cells pass by a gradual transition into the ordinary cubical ciliated cells of the oesophagus.

Everything thus points to the conclusion that a disintegration and subsequent reorganization of the anterior stomach cells are in progress. In earlier stages, the region of transformation is found farther and farther forwards, and always at the junction of oesophagus and stomach. It thus moves gradually backwards as development proceeds, and the process of transformation apparently ceases only when the definitive limits of the two regions have become finally established. In later larval stages, and in the adult, the oesophagus joins the stomach near the line of separation of the sixth and seventh somites, immediately behind the oesophageal pouches. These latter organs therefore do not arise until oesophagus and stomach have attained their definitive limits.

Some space has been devoted to a description of the above histolytic changes in order to make clear the manner in which the final relations of the diaphragms become established. At the body-wall, the line of insertion of each diaphragm corresponds to that of the original septum to which it corresponds (1st, 3rd and 4th). At the intestinal insertion however, no such correspondence can exist. The whole anterior region of the alimentary canal has undergone a complete alteration from its earlier condition; and the sections of oesophagus bounded by successive diaphragms can therefore in no way correspond to the original segmental divisions. In *Arenicola* the alimentary canal fails indeed to exhibit metamerism in its anterior portions, becoming differentiated as a whole, without reference to segmental limits. In the body-wall, on the other hand, the metamerism — as indicated by the position of the setae, external body-rings, branchiae and nephropores — corresponds closely with that originally laid down in early development. These facts have an important bearing on the question of the possibility of rigorously marking off segmental limits in the adult stages of metameric animals. This can be done only in the case of certain structures in *Arenicola*: the anterior part of the intestine shows no indications of metamerism.

It will be sufficient for the purpose of this paper to give merely a brief outline of the remainder of the larval development, since its details are of interest in the present paper only in so far as they concern the characteristics of the nephridia which will shortly be dealt with at length. As growth proceeds, the division between chaetigerous and achaetous body-sections becomes well-defined, and with the completion of the diaphragms and the definite establishment

of the limits of the intestinal regions, the main characteristics of the adult body are complete. The activity of the growing zone ceases when the larva has attained a length of from 2 to 2.5 mm., at which stage the outward appearance and internal organization are essentially identical with those of the adult — further development consisting chiefly in an increase in size and in the completion of histological differentiation. In such larvae, the distribution of the blood-vessels is substantially as in the adult, and the two "hearts" connecting the gastric and subintestinal vessels at the anterior extremity of the stomach, are already differentiated and rhythmically contractile. The gills have appeared in the 7th to 17th setigerous somites (VIII—XVIII) as thin-walled evaginations of the dorso-lateral body-wall containing looped blood-vessels. The otocysts are present at the sides of the prostomium. The six nephridia are visible through the transparent body-wall as sac-like structures in the 5th to the 10th setigerous somites (VI—XI). The dorsal setae and the ventral rows of hooks have the usual characters, but have increased greatly in number as compared with earlier stages. Larvae of 10—15 mm. length have undergone little further alteration, except in respect to size and degree of histological differentiation. The gills have become more branched, the "hearts" more conspicuous and better defined, the number of setae has increased, and the external body-rings have appeared. At this stage in fact, the adult organization is essentially complete.

4. Anatomy and histology of the adult nephridium.

The six pairs of nephridia of the adult *Arenicola cristata* are situated in the 5th to the 10th setigerous somites inclusive. These somites correspond however, as seen from a comparison of early larval stages, to body-somites VI to XI, the first somite (peristomium) being without setae, and in the adult, not sharply demarcated externally from the second. Internally, however, its posterior limit is marked by the first diaphragm whose position corresponds closely with that of the original first septum. Between the first and second diaphragms intervenes a region composed of two somites; these are in early stages perfectly distinct from one another; in adult life, however, the bisegmental composition of this region is less evident; it is however, clearly indicated by the presence of two segmental tufts of notopodial setae, as well as by certain peculiarities of the

vascular system (see GAMBLE & ASHWORTH, 1900, Fig. 26). The second diaphragm thus constitutes in reality the posterior boundary of somite III, while the third diaphragm similarly delimits somite IV. This disposition of the diaphragms is characteristic of all the species of *Arenicola* that have thus far been examined, and has its origin in *A. cristata* in a manner that has already been sufficiently described above. The first chaetigerous somite is therefore, strictly speaking, the second body-somite and not the third as GAMBLE & ASHWORTH suppose (1900). It is highly improbable that differences in this respect should prevail among the different species of *Arenicola*; at all events in *A. cristata*, study of the larval stages proves beyond a doubt that the composition of the anterior region is as above described.

The position of the first nephridium in *A. cristata* (body somite VI, or 5th chaetigerous somite) agrees with that of the majority of other species hitherto investigated. In *A. marina*, however, the first nephridium occupies somite V (4th chaetigerous), and its nephrostome perforates the third diaphragm and opens into the body-cavity beyond. It is noteworthy, as GAMBLE & ASHWORTH have emphasized, that this nephridium is typically smaller than the others and frequently much reduced or even absent. Since the larvae of *A. cristata* possess pronephridia in both somites V and IV, it is evident that the present condition has been reached through the disappearance of certain more anteriorly situated nephridia; and the process of reduction is apparently still in progress in *A. marina*. The formation of the anterior diaphragms is possibly in part responsible for the disappearance of the nephridia of this region, since the nephridia are thus cut off from the genital region and deprived of one of their most characteristic functions, that of conveying the genital products to the exterior.

In anatomical structure the nephridia of *A. cristata* are very similar to those of *A. marina*. The large conspicuous nephrostome with its fringed dorsal lip transversed by the nephrostomial blood-vessel, the spacious and uncoiled glandular region, and the large contractile terminal vesicle are characters apparently possessed in common by all species of the genus. The nephrostomial blood-vessel, after leaving the posterior margin of the dorsal lip, passes along the body of the nephridium and is associated in body-somites VII to X with the formation of the gonads. These organs have the characteristic form of strands of cellular tissue traversed by the

blood-vessel and formed by a proliferation of the peritoneal covering of the latter, in a manner later to be described. The position of the anterior margin of the nephrostome corresponds to the boundary between two successive somites; in early larval life the nephrostome actually perforates the septum and opens in the typical manner into the body cavity beyond. In adult life no septa are present in the nephridial region; these structures are, however, represented by the segmental blood-vessels which pass between the subintestinal vessel and the lateral longitudinal vessels. These vessels, with which the nephrostomial blood-vessels are directly continuous, are originally formed in the intersegmental septa, as already described; and in this sense each nephrostome may be considered to open throughout life into the next anterior somite. The external opening of the nephridium is at the posterior extremity of the somite, dorsal and a little posterior to the row of ventral hooked setae.

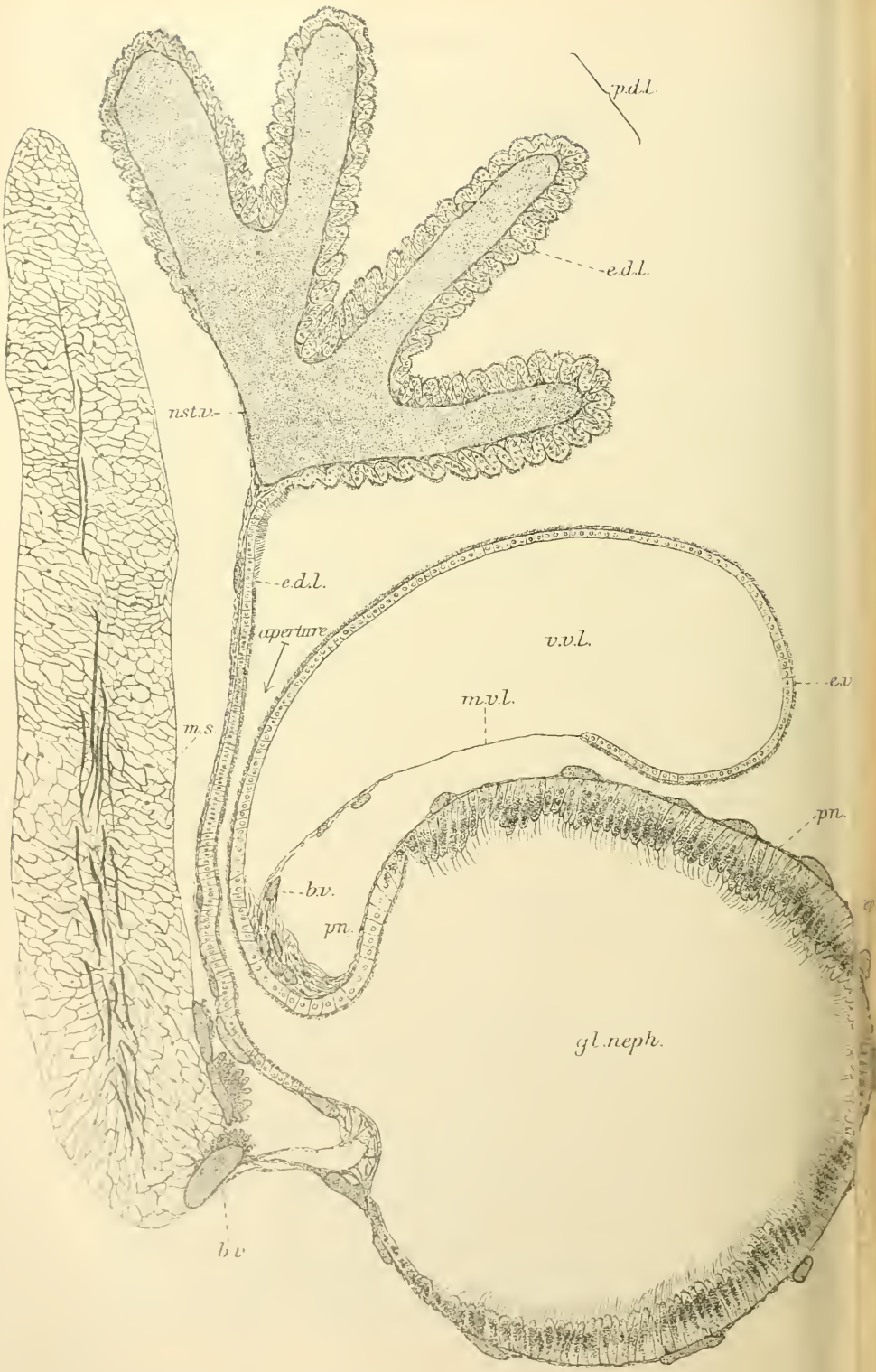
In its natural position, each nephridium is situated immediately within the dorsal insertion of the transverse muscular bands, by which it is partially isolated from the general body-cavity. When these muscles are cut and turned back, the nephridia are freely exposed to view (Plate 22, Fig. 1). Each is then seen as an elongated tubular organ with brown walls, terminated posteriorly at the level of the setae by the contractile vesicle, and anteriorly by the large and characteristic nephrostome, conspicuous from the bright red processes of its dorsal lip. A slip of transverse muscle is attached to the anterior portion of the dorsal lip and in life binds the nephrostome down in such a manner that its opening is directed inward. Figure 3 represents a nephridium seen in its natural position from above, after the removal of all the transverse musculature, except a portion of the attached slip.

The nephrostome is of peculiar and complex structure and presents certain peculiarities that apparently have not hitherto been observed in the other species of *Arenicola*. Figure 2, which represents an enlarged view of the first nephridium of the right side, shows the appearance of the nephrostome after its attachments have been removed, and its aperture has been freely exposed to view and spread open. It will be observed that a well defined line of division separates the light-colored non-pigmented nephrostome from the deep brown glandular portion of the organ, a division corresponding to a marked difference in the histological character of the lining epithelium of the two regions.

The limits of the nephrostome as such are thus sharply defined in the adult. In early stages, on the other hand, no sharp line of demarcation can be drawn. The above difference of structure must not therefore, as some suppose, be held to indicate that the two regions represent genetically distinct structures which have secondarily entered into intimate association. It will be shown beyond that the two portions develop in direct continuity with one another as portions of an originally single embryonic rudiment.

The dorsal lip is bordered by a series of bright red vascular ciliated processes. These are flattened and somewhat leaf-shaped structures, partially subdivided by secondary finger-like processes, and arranged in a single row from end to end of the dorsal lip. The dorsal lip is somewhat the longer of the two, and is usually somewhat folded in the living *Arenicola*, so that the one-rowed arrangement is not obvious on casual examination. When the nephrostome is slightly stretched, however (as in Fig. 2), the processes are readily seen to have the above-described arrangement, with their broad faces opposed like the leaves of a book. At the anterior and posterior limits of the lip they diminish in size and the number of subdivisions becomes less. Each process may be described as palmate in shape; at its somewhat narrowed base it is attached to the border of the dorsal lip; in structure it is essentially a hollow thin-walled flattened vesicle, lined internally by a connective tissue basement membrane and covered by a columnar ciliated epithelium which passes without transition into the epithelium lining the interior of the nephrostome.

The relation of the processes to the nephrostomial vessel is in reality very simple, and may be readily understood by a reference to the textfigure (p. 362), which represents in a somewhat simplified form a cross section of the entire anterior region of the nephridium. The main portion of the vessel (*nst.v.*) runs along the outer margin of the dorsal lip immediately below the insertion of the processes, and its interior communicates directly with that of the processes, whose bright red color is thus due to the contained blood. No distinction, however, can be seen between the wall of the blood-vessel and the internal connective tissue lining or basement-membrane of the processes, the two being directly continuous with one another, and in reality differing only in their relations to the nephrostomial epithelium. This epithelium is intimately related to that part of the blood-vessel which enters the interior of the processes.


p.d.l.
e.d.l.
nst.v.
e.d.l.
aperture
v.v.l.
e.v
m.v.l.
m.s.
pn.
b.v.
pn.
gl.neph.
b.v.

Externally, however, the blood-vessel is not covered by epithelium, but merely by the investing peritoneum of the nephridium (textfig.). The relations may, therefore be described as follows: the blood-vessel is bordered by a regular series of short flattened palmate branches or folds, which are covered by the ciliated epithelium of the nephrostome and together with this form the ciliated processes of the dorsal lip.

The manner in which these peculiar relations are established becomes clearer on considering the condition in the later larval stages. The nephrostome in larvae of from 2 to 10 mm. in length is composed of cubical ciliated cells of small size; the margin of the dorsal lip is entire, and along the outer surface runs the early nephrostomial blood-vessel which at this stage is of uniform diameter throughout its length (Plate 25, Figs. 43, 44, 46—49, *nst.b.v.*). The vessel retains this position throughout life; in later stages, however, the portion of the nephrostomial epithelium in contact with the blood-vessels seems to undergo a great increase of surface and to become thrown into folds, which eventually exhibit a typically regular arrangement and definite structure and constitute the processes of the dorsal lip. The wall of the blood-vessel preserves its contact with the nephrostomial epithelium and takes part in the folding process, and hence the interior of the processes necessarily remains in continuity with the lumen of the blood-vessel. The exact manner of the transformation has not been observed, and the above provisional account is largely suppositional, since the margin of the epithelium remains entire in larvae of 10—15 mm. length, the largest I have as yet succeeded in rearing. In other respects, however, the nephrostome of this stage has essentially the same characteristics as that of the adult, and the formation of a system of folds in the manner above outlined would complete the resemblance to the adult nephridium. Gamble & Ashworth (1898) have

Explanation of Text-figure.

Somewhat simplified cross section through the nephrostome and adjoining glandular region of the adult nephridium. Section-blanc passes about midway between anterior and posterior borders of the nephrostome (see Plate 22, Fig. 2). The figure shows the relations of ciliated processes of dorsal lip (*p.d.l*), nephrostomial blood-vessel (*nst.v*), vesicle of ventral lip (*v.v.l*), and glandular region (*gl.neph.*). The relations of the nephrostomial epithelium to the processes and to the vesicle are shown; also those of the membranous wall of the vesicle (*m.v.l.*) to the epithelium (*e.v.l.*) and to the peritoneum (*p.n.*). *b.v*: blood-vessels; *m.s*: muscular slip attached to dorsal lip; *ex.ep*: excretory epithelium.

published drawings of nephridia of young specimens of *A. marina*, respectively 30 and 44 mm. in length (Figs. 16, 18), in which the dorsal processes are just beginning their formation in a manner that corresponds substantially with the above description. In *A. cristata* it is probable that they arise at a corresponding stage and in the same manner. It is interesting to note that in certain other species, notably *A. Grubii* and *A. ecaudata*, the processes, while evidently bearing the same relation to the nephrostomial blood-vessel, are fewer in number and simpler in structure, remaining apparently in a less differentiated condition throughout life (Gamble & Ashworth 1900).

All indications therefore point to the conclusion that the processes represent simply an elaborate and regular system of folds of the nephrostomial epithelium. The correctness of this view is further indicated by the identity in structure of the ciliated cells of the processes and of the other portions of the nephrostome.

By the formation of the processes of the dorsal lip, the ciliated surface of the nephrostome is enormously extended and its efficiency as an organ for removing suspended solid particles from the coelomic fluid is correspondingly increased. The cilia which cover the processes are incessantly and vigorously active (a condition presumably favored by the abundant vascular supply), and tend to sweep all suspended solid particles into the interior of the nephridium. In living Arenicolae it is found that the interior of the nephrostome and the interstices between the processes are occupied by a mass of loosely granular substance evidently collected in this way. On microscopical examination the mass is found to consist largely of broken-down cells containing excretory granules similar to those found in the chloragogen cells coating the ventral blood-vessel. It appears probable, in fact, that the chloragogen cells undergo a continual process of disintegration and that the solid excretory products thus set free in the coelom are swept into the interior of the nephridia by the nephrostomial cilia and so conveyed to the exterior. The broken-down chloragogen cells are possibly replaced by wandering cells or, more specifically, excretophores, which are chemotropically attracted to the ventral blood-vessel and while there extract from the blood the excretory matters; the latter being deposited in a solid form in the interior of the cells and eventually set free in the coelom to be removed to the exterior by the nephridia. Urea and other soluble waste-products seem, on the

other hand, to be excreted by the glandular epithelium of the nephridia. Further evidence of the excretory function of the chloragogen cells will be presented later. At present it is sufficient to note that an important part of the excretory function is apparently performed in the above manner; and it seems possible that the increased ciliary surface provided by the vascular nephrostomial processes has proved advantageous in facilitating the removal of solid excretory particles from the coelomic fluid, and has therefore been acquired in relation to this function (compare Rosa, 1903).

The ventral lip of the nephrostome differs from the dorsal lip in being entire and non-vascular, as in apparently all other species of *Arenicola*. It presents a curious and hitherto undescribed modification in the shape of a large, thin-walled, hollow vesicle (Plate 22, Figs. 2, 4) which occupies its median portion and is prolonged at either end into a tubular region of narrower calibre forming the remainder of the margin of the ventral lip. The entire ventral margin between the anterior and posterior limits of the dorsal lip is thus in reality a thin-walled tube, with a central dilatation, constituting the vesicle in question. The greater part of the wall of the vesicle and of its tubular prolongation is formed of a ciliated epithelium continuous with that lining the interior of the nephrostome (see p. 362). In cross section, the epithelium of the ventral lip is found to curve outward as the margin is reache and to pass without demarcation into the epithelium covering the outer surface of the tubular region. This epithelium extends around the greater part of the circumference of the vesicle and the marginal tubule; it ceases abruptly, however, at a well defined line an the outer surface (Figs. 2, 6) and the remainder of the circumference is formed of a thin, translucent membrane which at its junction with the wall of the nephrostome becomes continuous with the peritoneal covering of the nephridium. Near its line of junction with the nephrostomial wall, the membrane may show a few blood-vessels derived from the general nephridial network, but towards its junction with the epithelium such vessels are generally wanting.

The interior of the vesicle is typically completely shut off from direct communication with the body-cavity. Occasionally, however, a few ova may be seen within; these may have gained access to its interior as oögonia, and have there undergone further growth and maturation. The thin-walled membranous portion may possibly

exhibit occasional interruptions in its continuity which might admit of the passage of minute bodies such as the early oögonia into the interior of the vesicle. Leucocytes appear always to be present there to a greater or less degree. Definite openings however, placing its interior in free communication with the body-cavity, do not exist. The cavity in fact appears simply to represent an enlarged lymph-space. It is lined by a thin layer of connective tissue, containing minute blood-vessels and occasional nuclei, and directly continuous with the membranous portion of the wall of the vesicle.

The remainder of the ventral lip below the tubular margin is, like all the non-marginal portion of the nephrostomial wall, composed of (1) an internal layer of cubical ciliated epithelium, lining the interior of the nephrostome; and (2) an external connective tissue layer bearing blood-vessels and continuous with the peritoneum covering the outer surface of the entire organ.

The manner in which the ventral lip acquires its characteristic structure is at present somewhat uncertain. The vesicle and marginal tube make their appearance at a relatively late period of development and are not present in larvae of 10—15 mm., the largest I have so far reared. The probable manner of their formation can, however, be inferred from a comparison of the adult and larval nephrostomes. In larvae of the above dimensions the nephrostome is formed of a single layer of cubical ciliated cells covered externally by a thin peritoneal layer (Plate 25, Figs. 43, 44, 48 etc.) and possesses an entire margin, along whose dorsal portion runs the nephrostomial vessel (Figs. 42—49). The ventral lip is shorter than the dorsal lip, but in other respects possesses a similar structure (Fig. 47). The formation of a tubular margin had its origin, in all probability, primarily in an increase in the extent of the ciliated surface. In the adult organ the original border of the nephrostome is undoubtedly represented by the line of separation between the epithelial and membranous portions of the tubular margin (Plate 22, Fig. 6). The membranous portion apparently represents the original peritoneal layer, which is here no longer (as originally) in immediate contact with the outer wall of the nephrostome, but has become separated from the latter by the formation of a marginal lymph space of very definite form. The manner in which the present conditions arose was thus very probably somewhat as follows: — The epithelium of the ventral lip underwent a process of extension in an outward direction; if the area of the epithelium increased

more rapidly than that of the associated peritoneum on its outer side, the former would soon exceed the latter in extent and as a result would tend at first to curve outward and eventually, with the continued growth, to become separated from the peritoneal layer. A marginal space would thus be formed between the epithelium and the peritoneum which was originally in contact with it. This space might later acquire the definite characteristics presented by the tubular marginal space of the adult nephrostome. This space indeed, presents many of the characteristics that we should expect to find were such its mode of formation. In cross section, its epithelial wall is much more extensive than its membranous wall; its epithelium is continuous with that of the interior of the nephrostome; its interior is closed on all sides toward the body-cavity; and it is lined internally by a thin layer of connective tissue, continuous with that which is everywhere present between the peritoneal epithelium and the outer ends of the epithelial cells of the nephridium. Whether or not the conditions of its formation were of the mechanical kind above imagined, there seems little doubt that it represents essentially a large and well defined lymph space between the peritoneum and the outer surface of the nephrostomial epithelium.

The body of the nephridium is of a deep brown color; it is spacious and uncoiled, as in all other species of *Arenicola*, and tapers slightly towards its posterior termination where it joins the large contractile terminal vesicle. The brown color of these regions, like that of the external integument, is due to the numerous excretory granules contained in their walls. The walls of the terminal vesicle are thinner than those of the tubular region, and are typically folded in such a manner as to present a somewhat morula-like appearance, as represented in Plate 22, Figs. 1—4. This appearance is an incidental result of the network-like arrangement of the muscle-fibres which occupy the position of the interspaces between the elevations of the surface. Each inter-muscular area thus tends, in the contracted condition of the vesicle, to project beyond the general surface in the manner represented. Both nephridial tube and terminal vesicle are richly supplied with blood-vessels.

Histology.

The lips of the nephrostome and its interior are lined by a single layer of columnar ciliated cells which show but slight differences of structure in the different regions. Over the surface of the

dorsal processes, the epithelium is folded (Text-figure on p. 362) and is composed of cells of a more columnar shape than those covering the ventral lip, which are more cubical in appearance (Plate 22, Fig. 6). The difference in shape is, however, inessential and is due in all probability to the different conditions of pressure and tension to which the cells are exposed in the different regions; the epithelial cells of the processes — being apparently subjected to lateral pressure, as indicated by the folding — are for this reason, more columnar; while the cells of the smooth unfolded epithelium of the ventral vesicle are apparently subjected to the tangential tension characteristic of distended vesicles, and are thus forced to assume a more cubical shape. In all essential respects, however, the cells are identical in structure. They are large and clear, of approximately the same size in different regions, and do not contain concretions. Each is bordered by numerous strong cilia (each of which has a well-defined deeply staining basal granule), and the protoplasm exhibits in stained preparations the fibrillar structure characteristic of ciliated cells. As Gamble & Ashworth have pointed out (1900, p. 515) the cells are much larger than those of the cubical epithelium of the early nephrostomes. The relative size of the two may be seen by comparing Plate 22, Fig. 6 and Plate 25, Fig. 47, which are drawn to the same scale. It will be seen, however, that the nuclei of the early nephrostome are of almost exactly the same size as the nuclei of the adult structure, and occupy a correspondingly large portion of the cell. In their ciliation, character of the protoplasm, and general shape, however, the cells are closely similar.

The cubical epithelium of the funnel passes over into the excretory epithelium of the glandular region by a somewhat abrupt transition, although a few of the cubical cells immediately adjoining the excretory epithelium proper may contain granules in their interior and in other respects exhibit a partially intermediate structure.

The large excretory cells of the glandular portion of the nephridium form a single layered excretory epithelium lining the interior of the organ and generally thrown into a well marked system of internal folds. External to the epithelium is a thin connective tissue layer bearing numerous blood-vessels; externally the whole organ is covered by the peritoneum.

In structure the cells agree closely with those of *A. ecaudata* as described by Gamble & Ashworth. Like most cells of an

excretory function they are much vacuolated and contain numerous deeply staining granules. The nucleus is situated in the middle region of the cell, usually somewhat nearer the base than the outer border. It is large, generally rounded in shape but frequently of irregular outline, and contains a chromatin network of the appearance represented in Plate 22, Fig. 5, together with a conspicuous deeply staining nucleolus which in nearly every instance is seen to contain a well-defined vacuole. The vacuolation of the nucleolus is characteristic of the excretory cells, and also, as will be pointed out later, of the large nuclei of the growing zone, and of the glandular cells of the ventral wall of the stomach. The peculiarity seems to be associated with unusual metabolic activity. It is noteworthy that in the excretory cells the position of the nucleus always closely corresponds with that of the zone of deeply staining excretory granules. — The different regions of the cell show very constant and characteristic peculiarities, as may be seen from Fig. 5 which represents a portion of the excretory epithelium seen in cross section. At its base each cell shows typically a denser structure than at the more peripheral portions, and in fixed and stained preparations, seems composed chiefly of a feltwork of prevailingly longitudinal fibrils — an appearance which seems characteristic of ciliated cells. Typically the basal part of the cell is almost free of granules. Towards the middle region where the nucleus is situated, the protoplasm becomes more vacuolated and is in most instances largely filled with minute round granules which stain an intense black with iron-haematoxylin. Besides these deeply staining granules, there are others (which in some cells may preponderate: see Fig. 5) which stain less deeply and seem to have a greater affinity for the acid stains such as erythrosin. The restriction of the deeply staining granules to the middle region of the cell is very constant, though not absolutely so, and gives rise in cross section to the appearance represented in the text-figure (p. 362). The number of granules, however, shows great variability, some cells being almost free of them while others are so deeply laden as to present an almost uniformly black appearance. The extreme outer portion of the cell is usually, but not always, free of black granules, and is composed of a finely granular, much vacuolated protoplasm which frequently contain numerous lightly staining rounded bodies, apparently of the same nature as the erythrophilous granules just described as present in the middle region of the cell. These bodies range in size from

minute granules to large rounded masses of half the diameter of the cell; they are of very variable occurrence, at times very numerous and at other times almost entirely absent. They apparently represent the final stage of the excretory products immediately before their extrusion into the lumen of the nephridium. Frequently bodies of precisely similar appearance are found in the lumen immediately without the cell wall and apparently still adhering to the latter. Such bodies have evidently recently been extruded. The indications are therefore that the black granules do not represent the final stage of the excretory products; but that the latter undergo a further chemical transformation in the outer portion of the cells before being cast out into the lumen.

The outer rounded margin of the cell usually projects into the lumen of the nephridium and bears flagella. The number of flagella is not, however, constantly one to each cell, as sometimes held; a single cell may frequently bear a tuft composed of several flagella. The projection of the cell-body into the lumen is in general less prominent in cells that contain relatively few excretory granules.

The terminal vesicle is also lined internally by excretory cells of the same general character as the above. Between the bases of the epithelial cells and the investing connective tissue layer, is situated a strong network of muscle fibres whose strands divide the surface of the vesicle into the hemispherical elevated areas above described. In other respects, the histological structure of the vesicle is similar to that of the tubular region. The muscular network is derived, in a manner to be later described, from the longitudinal fibres of the body-wall and is continuous with these.

A comparison of the excretory cells of the adult nephridium with those of earlier stages shows various points of agreement and disagreement. Fig. 6, Plate 22 shows a longitudinal section through the wall of the nephridium of a larva of 5—6 mm. The cells, it will be observed, are much shorter and broader than those of the adult nephridium and contain fewer granules, which furthermore fail to show the definiteness of distribution found in adult individuals. In the general characteristics of the protoplasm, its vacuolation, and its greater density at the base of the cell, the larval excretory cells agree with the adult; and the nuclei are of almost precisely similar size and appearance, even to the presence in each of a conspicuous nucleolus which almost always contains a well defined vacuole. The

vascular supply of the young nephridium is much less developed than in the adult; and the cells of the terminal vesicle are flatter and contain fewer granules, while the muscular layer of its wall is largely incomplete (Plate 25, Figs. 45, 55).

The number of granules in the excretory cells of larval stages is however subject to great variation, as will be seen by a reference to Figs. 46—54 which represent cross sections from the first nephridium of a single specimen of somewhat smaller size than the one from which Fig. 7 was taken. In this specimen the nephridial cells contain numerous and characteristic excretory granules; in other respects, however, they are essentially similar to those of the first specimen. The projection of the individual cells into the lumen is present here as in later stages, though it is less marked.

Later the histology of the larval nephridia will be dealt with in more detail.

5. Development of the Nephridia.

The nephridia develop in close relation to the other segmental structures of the body, especially the septa with which they are from the first in direct continuity. The early somites, as in other Annelids, make their appearance as immediate products of the activity of a growing zone, comparable with the teloblastic region of leech or oligochaete embryos. It will be necessary therefore, in order to make clear the earliest relations of the nephridia, to consider in greater detail the characteristics of this zone and of the region of active differentiation immediately anterior to it.

(a) Growing Zone.

The appearance of the growing zone in longitudinal section is represented for early larvae in Plates 22 and 23, Figs. 7, 8, 9, 10; for somewhat later stages in Plates 23 and 24, Figs. 30—32; and for the stage of formation of the achaetous body-region in Plate 24, Fig. 33. Its appearance in cross section may be seen from Figs. 14, 21 and 24, Plate 23. Its characteristics remain almost constant for the whole period of its activity; after the formation of 56—58 somites it disappears and the formation of somites ceases. Throughout the whole period of somite-formation the zone retains a constant position a short distance in front of the posterior extremity of the body, immediately anterior to the post-mesodermal (pygidial) or former paratrochal region. Posteriorly where it adjoins the pygidial region its

boundary is sharply defined; anteriorly it passes by a gradual transition into the more fully differentiated region in front. The pygidial region thus takes no part in the formation of somites, but is carried passively backwards as the body elongates and preserves unchanged its peculiar characters throughout the whole development.

The histological structure of the growing zone may be seen by a reference to the figures above mentioned. Cross sections show that the ectoderm of the extreme posterior region of the body of the young larvae is greatly thickened, and of almost uniform diameter in all portions of its circumference (Figs. 14, 21 and 24, Plate 23). Figure 14 is a section passing through the posterior region of a larva of 5—6 somites. The section is slightly oblique; dorsally it cuts through the anterior portion of the paratrochal region, and ventrally through the region of commencing differentiation at the posterior border of somite V. The ectoderm of the growing zone is seen to be composed of a single layer of large cubical cells containing large clear nuclei, each of which usually exhibits a well-defined nucleolus. On passing forward from this zone the dorsal and lateral regions of the ectoderm are seen gradually to become thinner, the cell-limits become less sharply defined, the number of nuclei in cross section becomes fewer, and the nuclei themselves become smaller and more deeply stained, gradually assuming the usual characteristics of the tissue-nuclei. The ventral ectoderm also becomes thinner anteriorly, although to a less extent than the dorsal and lateral regions; and the ventral nerve-cord appears as a fibrillar differentiation of the inner ends of its cells.

The region of large cells with the large clear nuclei thus evidently corresponds to the undifferentiated embryonic region of the growing zone, from which cells are divided off anteriorly; in other words, to the teloblastic region. Definite individualized teloblasts however are not present in Arenicola at this stage. The number of cells in cross section is not constant and the cells show no disposition to become arranged in rows, but simply form an undifferentiated zone which passes by a gradual transition into the more differentiated ectoderm in advance. Posteriorly the ectodermal cells of the growing zone are, as already mentioned, sharply delimited from the small, radially arranged, pigmented cells of the adjoining pygidial region (Plate 24, Fig. 32, 33).

The thinning-out which the ectoderm shows on passing forward from the growing zone is in all probability due in large part to a

distension of the body-wall by the contained coelomic fluid, whose osmotic pressure must necessarily exceed that of the sea-water (otherwise collapse would result). The extension of the body-wall in the region immediately anterior to the growing zone is certainly not due purely to a process of cell-multiplication or simple growth. This is shown by the fact that the wall becomes thinner and the nuclei more sparsely distributed at the same time as the superficial extent increases, indicating clearly that the material which is being added at the growing zone is undergoing a re-arrangement and extension of a kind similar to that which would result from mechanical stretching. The expansive force which in this manner stretches the newly formed body-wall and thus causes this region to extend both transversely and longitudinally (see Plates 22—24, Figs. 9, 11, 29—32), is in all probability the osmotic pressure of the coelomic fluid. The process may be compared roughly to the formation of a soap-bubble, where the thick layer of fluid added at the rim of the pipe-bowl (corresponding to the growing zone) is thinned-out and extended in both directions by the pressure acting on the walls from within. The analogy need not be pursued in further detail; it is probably accurate to a certain degree, although in the growth of the larval body-wall material is undoubtedly added at other regions than at the growing zone. The analogy fails for example to explain why the ventral body-wall remains thicker than the dorsal and lateral egions. The above peculiarities of the ectoderm at and immediately in front of the growing zone are however rendered partly intelligible by this comparison.

The space between entoderm and ectoderm at the growing zone is filled with a mass of undifferentiated mesoderm; more anteriorly the mesoderm becomes differentiated and shows the usual division into somites. At the extreme posterior narrow region between the entoderm and the ventral ectoderm are found undifferentiated cells of a characteristic embryonic appearance (Plate 23, Figs. 10, 30, 31). These cells are typically larger and clearer than those situated more anteriorly, and are frequently found in process of mitosis; hey possess large clear nuclei each of which typically contains a conspicuous vacuolated nucleolus. They undoubtedly correspond to the teloblasts or mesoblastic pole-cells which terminate the mesoderm bands in so many other species. In *Arenicola*, however, their number is not constant, nor are they sharply defined from the mesoblast cells immediately in front. The extreme posterior mesoderm

might indeed be more accurately described as consisting of a continuous mass of undifferentiated protoplasm, containing large nuclei from which smaller nuclei are divided off anteriorly to form the nuclei of the differentiating mesoderm. The terminal cells cannot thus strictly speaking be regarded as possessing an individuality which persists through development. Described objectively the conditions are simply as follows: the extreme posterior mesoblastic region contains large clear nuclei in process of active multiplication; the nuclei that remain in this position retain their embryonic character, while those which are given off anteriorly become smaller and more chromatic (to describe simply the change in appearance), and form the nuclei of the newly differentiating tissues. Cellular demarcations are in fact difficult or impossible to observe in the early mesoderm of *Arenicola*; the term mesenchyme is therefore perhaps more accurate in that it does not imply a definite epithelial arrangement of the cells — a condition which is never found in the growing zone of this species.

The undifferentiated portion of the mesoderm is of very limited extent (Plate 22 and 23, Figs. 9, 10, 29—31); almost immediately in front of the teloblastic region the mesenchyme cells become arranged to form the primitive septum bounding the newly forming somite; while the cells applied to the body wall in the same region show fine muscle-fibrils in their interior — the precursors of the longitudinal muscles of the body-wall (Plate 23, Figs. 13, 14, 21, 24). The limits of the somites are thus defined very early; when first formed they are very short (Plate 22—24, Figs. 9, 10, 29, 32); they soon elongate, and attain the normal proportions a short distance in advance of the growing zone.

The ectoderm and mesoderm of the growing zone thus agree in the possession of large undifferentiated cells containing large nucleolated nuclei, which form the posterior termination of the growing region and represent the teloblastic or undifferentiated embryonic region of the elongating embryo. The fact that the cells of this region are indefinite in number and arrangement — differing markedly in this respect from the sharply individualized teloblasts of *Clepsine* (Whitman, 1887) and *Lumbricus* (Wilson, 1889) — is not in any degree inconsistent with their being described as teloblastic. Whether the terminal growing region is constituted of one cell or of several cells seems indeed to be immaterial. The distinctive characteristic of teloblastic growth is the presence of a terminal

undifferentiated growing region, which retains its embryonic character throughout development and gives rise anteriorly to the differentiated tissues of the developing organism; and on this criterion the development of both ectodermal and mesodermal structures in *Arenicola* is typically teloblastic. The entoderm on the other hand does not apparently elongate by teloblastic growth and it does not, properly speaking, exhibit a metameric structure in the same sense as do the ectoderm and mesoderm. Its thin-walled posterior portion is frequently drawn out at the lines of insertion of the primitive septa (as represented in Plates 23 and 24, Figs. 10, 30—33), and in this manner partakes of the early metamerism; but this apparent metamerism seems to be purely incidental and imposed upon the organ from without, and therefore not inherent in its structure. It is noteworthy that in other species that show teloblastic growth the intestine never seems to develop teloblastically. This fact seems to afford support to those authors (such as Hatschek, Meyer, Bergh, Goodrich) who believe that metamerism in annulate animals is primarily mesoblastic, and that the other metameric systems of organs have become implicated in a purely secondary manner.

The large mesodermal and ectodermal cells of the growing zone are present, as above described, throughout the entire period of somite-formation. The ectodermal cells are evidently the lineal descendents of the cells described by Child (1900) as derived from the division of the "stemcells", — i. e. of the two symmetrical derivatives of the somatoblast (2^d of the second quartette of ectomeres), which form the posterior portion of the somatic plate. These cells at the commencement of the concrescence of the somatic plate form "a transverse band of seven cells lying just anterior to the paratroch and extending in the same direction with it. These cells are large and thick and grow rapidly after division. It seems perfectly clear that we have here what is known as the 'growing tip', i. e. that portion of the body just anterior to the paratroch, which continually gives rise to the new segments and leads to the elongation of the larva. The final results of concrescence will be first, to unite the ends of the paratroch, and then the ends of the second row of cells — the growing tip" (p. 628). Child did not follow the concrescence to its completion; but from the position and relations of the large ectodermal cells of the larval growing region there can be no doubt that these are the direct descendents of the

above band of cells (see CHILD, loc. cit., Figs. 112, 113). The cells retain their large size throughout larval development, showing little change in character from the early larval stages (three somites) until the completion of the definitive number of somites.

The large terminal mesoblast cells of the larva are similarly to be regarded as the descendents of the two teloblasts of the early embryonic mesoderm (CHILD, loc. cit. p. 638). The embryonic mesoblast bands take up a ventro-lateral position between the entoderm and the ventral ectoderm of the posterior region (Fig. 119). At this stage each band is terminated by a single large teloblast. According to CHILD "visible differentiation in the descendents of the mesoblasts is very slow. The cells retain their embryonic appearance till a late stage" (p. 639). The original condition in which each mesoblast band is terminated posteriorly by a single teloblastic cell does not apparently persist long, for in the larval stages the teloblastic region of the mesoblast always contains several large embryonic nuclei, as above described, which exhibit no constant number or arrangement. Their position, however, between the posterior attachment of the intestine and the ventral ectoderm corresponds accurately with their position in later embryonic stages as described by CHILD. Between the latest stages described by this author and the earliest I have examined intervenes a period which has not yet been studied with reference to the character of the mesoblast. There can however be no doubt that examination would disclose a direct continuity between the teloblasts of the later embryonic stages, and the posterior undifferentiated mesoderm cells of the larval growing zone.

(b) Formation of the Somites.

The first larval nephridium appears in somite IV and becomes recognizable soon after the formation of the early septum which separates this somite from the one immediately anterior to it. Young larvae that have just terminated the swarming stage (e. g. Plate 22, Fig. 8) thus generally exhibit this nephridium in the early stages of its formation in the mesoderm of the posterior region. Since all of the nephridia arise in exactly the same manner, a description of the changes taking place in the posterior mesoderm of such a larva will apply to all of the early nephridial somites. The mesoderm of the non-nephridial somites undergoes closely similar changes —

— the mesoblastic somites of the whole larval body being indeed formed in an essentially unvarying manner.

As the larva advances in development the nephridia of the more anterior somites increase in size and undergo a more complete differentiation, at the same time as the others arise in the growing region. Horizontal sections passing through the nephridial region of such larvae may in fortunate preparations show the entire series of nephridia, from the early undifferentiated rudiments of the region adjoining the growing zone, to the well-defined nephridia of the more anterior somites. Fig. 29, Plate 23 represents such a preparation in the case of a larva of about eleven somites. On the right side the section passes slightly ventrad to the ventral hooked setae and shows the larval nephridia from the first (in somite IV) to the sixth (somite IX); the undifferentiated rudiment of the 7th (5th definitive nephridium) is just visible at the angle between the newly forming septum and the bodywall. In Figs. 16 to 22, inclusive (Plate 23), have been represented cross sections of the successive nephridial somites and the post-mesodermal region of a larva in which somite IX is in process of formation. The different stages in the early development of a nephridium can thus be studied to advantage in single larvae of this and similar stages. The development of the nephridia is however so intimately bound up with that of the somites that it will be necessary first of all to consider the latter process in detail.

The first changes, preparatory to somite-formation, that take place in the posterior undifferentiated mesodermal region consist in a multiplication and subsequent rearrangement of the mesodermal cells, which at first are tightly packed together at the posterior angle between the intestine and the body-wall (Plates 22—24, Figs. 7—10, 29—33). The manner in which this rearrangement is accomplished may be seen from the above drawings, especially the sagittal sections (Plate 23, Figs. 10 and 31), and the horizontal sections (Plate 22, Fig. 9 and Plate 24, Fig. 32). The closely packed posterior mesoderm is here seen to be bounded anteriorly by a roughly defined transverse partition whose cells are directly continuous with the mesenchyme cells lining the cavity of the more fully formed adjoining (somite VI, Fig. 9; somite VIII, Fig. 10). This partition, therefore, represents the posterior wall of the somite next in front of the one in process of formation, and defines the position of the future intersegmental septum, of which structure it in fact forms the anterior

lamella, as will be shown beyond. As the number of mesenchyme cells behind this partition increases — chiefly by the multiplication of the large polar nuclei — an irregular hollow space appears between the cells in the neighborhood of the partition, and gradually enlarges, apparently in part by the absorption of fluid from the adjoining coelomic cavities. The space so formed represents the early coelomic cavity of the somite which is in process of formation; it becomes progressively better defined as growth proceeds, while the layer of mesoblast forming its walls becomes irregularly applied to the surface of adjoining structures — anteriorly to the posterior wall of the next somite in front, externally to the ectoderm of the body-wall, internally to the wall of the intestine and posteriorly to the densely packed mesoderm of the growing region behind. The partition formed by the apposition of these mesoblast cells to the posterior wall of the somite in front represents the earliest condition of the newly forming intersegmental septum, and thus defines the anterior boundary of the newly forming somite. The early septum thus consists essentially of the opposed walls of this incipient somite and of the somite in front. Its characteristics and relations to the nephridia will shortly be considered in detail.

The bilaterality of the early mesoderm is not very decidedly pronounced. A ventral mesentery is apparently not formed in the anterior region of the body and the coelomic cavities of the two sides are therefore from the first continuous below the intestine. Dorsally, however (Plate 23, Fig. 13), the right and left coelomic cavities remain distinct, and the adjoining walls (which soon assume a membranous character) become applied to one another above the intestine, forming a bilaminar membrane, whose lamellae are from the conditions of their formation necessarily continuous with the mesoderm covering the intestinal and body-walls, and with the lamellae of the primitive septa. This membrane constitutes the dorsal mesentery which persists throughout life and suspends the intestine to the dorsal body-wall.

Before considering in greater detail the characteristics of the primitive septa, the formation of the dorsal and ventral blood-vessels may be briefly described, since these structures appear very early and apparently play an important part in the nutrition of the growing region. The dorsal blood-vessel is early formed as a space between the opposed lamellae of the dorsal mesentery (Plate 23, Figs. 13, 20 and 21). It does not, however, appear to become well

defined so soon as the ventral vessel, being possibly less necessary in early stages than the latter, in which the blood flow is from before backward towards the growing zone. This vessel, as will be seen from Fig. 9, Plate 22, early appears as a well defined channel extending almost to the posterior extremity; it arises as a space between the intestinal wall and the mesoderm and soon becomes enclosed on all sides by the extension of the mesoderm cells. Its walls are from the first continuous with the original septa, a fact of significance, since the segmental blood-vessels arise in the septa and in this manner acquire their characteristic relations to the nephridia, as will be explained beyond.

Mesoderm cells remain applied to the wall of this vessel, and as development proceeds they acquire a voluminous and vacuolated appearance, and pigment or excretory granules become deposited in their interior. These cells constitute the chloragogen cells; they are thus in reality modified peritoneal cells, which throughout life coat the ventral blood-vessel and play an important part in the process of excretion (cf. Rosa 1903). They have in most larvae already assumed their excretory character in the third somite in front of the growing zone, and from this region they may be seen to pass backwards by a gradual transition into the posterior undifferentiated mesenchyme cells (Fig. 9). Their characteristics will be considered in greater detail below.

Dorsal and ventral blood-vessels soon acquire open communication with each other in the growing zone, thus completing the circulation and providing more fully for the nutrition of this region. The nature of this communication may be seen from Fig. 24, Plate 23, which is a cross section through the posterior region of a larva of 11—12 somites, passing through the region of the primitive septum between somites XI and XII. Dorsal and ventral vessels are here seen to be connected by a blood-sinus which completely surrounds the intestine. A sinus of this nature is typically present in larvae of this and later stages; it consists of a simple space between the intestinal wall and the mesoderm, and is situated usually at the insertion of the most posterior primitive septum, but frequently (see Plate 23, Fig. 30 and Plate 24, Fig. 32) at the membrane which separates the posterior mesoderm from the space between proctodaeum and ectoderm in the post-mesodermal region. The sinus varies greatly in its size and in the amount of blood that it contains and at times seems to become obliterated. Apparently it is formed as required

at the zone where least resistance is offered to the passage of blood between the two vessels, and thus represents no sharply defined or persistent channel. The branching blood-sinus which in later life envelopes the stomach-region seems to be formed in essentially the same manner.

The primitive septa are formed, as above described, by the apposition of the adjoining walls of two successive mesoblastic somites. The walls of these early somites are, however, never formed of a regular epithelial layer of well-defined cells, but to all appearance consist of a continuous syncytial layer of protoplasm containing numerous nuclei (Plate 23, Figs. 13, 14, 23, 24), and closely applied to the surface of adjoining structures. Each nucleus may for purposes of description be regarded as belonging to a single cell, but definite cell-walls, at this stage at least, are never distinguishable.

The structure of a septum at its earliest distinguishable phase may be best seen in Figs. 9 and 10, Plate 22 and 23, and Fig. 31, Plate 23. At this period of its formation the septum forms an irregular nucleated partition, separating the cavity of the newly-forming somite from that of the somite next in advance. At this stage no bilaminar structure can with certainty be discerned in it, and the constituent cells, which resemble in all respects the other mesodermal cells of this region, seem to be entirely undifferentiated and similar to one another. As growth proceeds, however, the coelomic cavities increase in size and in transverse diameter in the manner described on page 374; the septa are thus subjected to a stretching process and increase rapidly in superficial extent, becoming at the same time thinner and better defined. During this process the opposed faces of the cells of the two septal layers (which are now usually distinguishable from each other) assume a more membranous character, becoming at the same time more deeply staining and apparently of a denser consistency (Plate 24, Fig. 32). As the septum continues to extend it acquires more and more of the character of a thin membrane, and the nuclei of its constituent cells are moved farther and farther apart. Finally the septum acquires the appearance of a thin, sharply defined, membranous partition extending across the body cavity, and to whose surface the original nuclei (each of which is still surrounded by a small quantity of undifferentiated protoplasm) are applied at infrequent intervals (Plates 22—24, Figs. 9, 29—31).

At the junction of the septum with the body-wall and with the

subintestinal blood-vessel the two closely applied lamellae are usually seen to be slightly separated from each other where they pass into continuity with the peritoneal membrane. In the larva represented in section in Fig. 9 the interlamellar space is continued for a slight distance outward from the lumen of the sub-intestinal blood-vessel; this space represents in all probability the beginning of the segmental blood-vessel which later passes to the body-wall and traverses the dorsal lip of the nephrostome. The septum is seen in this figure (and also in Fig. 10, 29, 31, 33, Plates 23 and 24) to become continuous at its lateral margin with the lips of the nephrostome. At its insertion into the body-wall its cells become continuous with those lining the body-cavity.

The line along which the septum is inserted into the body-wall is usually considered to mark the boundary between two successive somites. This line occupies in *Arenicola* a constant and definite position with reference to the other segmental structures of the developing larva. During the formation of the mesoblastic somites the body-wall also undergoes a division into segmental regions. The metameric structure of the ectoderm is most conspicuously indicated by the setae which appear at an early stage in the intervals between the successive septa. The seta-sacs which give rise to these structures appear laterally in the ectoderm in a position slightly behind the middle of the interseptal region (Fig. 32, Plate 24). The ventral ectoderm in the neighborhood of the nerve-cord also early exhibits a metameric structure, becoming slightly thinner or constricted at segmental intervals. The septa are inserted ventrally along a transverse line passing immediately in front of the constriction (Plate 23, Fig. 30). This line, therefore, if the above criterion of segmental limits is accepted, marks the boundary between successive somites. Later in development, when the septum has disappeared as such, the position of the line of demarcation corresponds closely with that of the nephrostome and its associated branch of the segmental blood-vessel — both of which structures, as already stated, arise in intimate connection with the primitive intersegmental septum.

The septum, when first formed, constitutes a complete partition between the body-cavities of adjacent somites. Soon after its formation, however, it becomes incomplete dorsally, as already mentioned (p. 349), and for the remainder of its existence it is found only in the ventral portion of the body-cavity as an incomplete membranous

partition, extending from the ventral blood-vessel to the ventro-lateral body-wall. It usually becomes incomplete at the second or third somite in advance of the growing region (Plates 22 and 23, Figs. 8—10, 29, 30), apparently as a result of the thinning and eventual disruption of its dorsal portions. The conditions that lead to this result seem to depend in part upon the progressive increase in the transverse diameter of this region of the body, associated, as above described, with an increase in the extent of the body-wall. A further reference to Plate 23, Figs. 16—21, which represent sections through successive somites of a single larva, will show that the increase in transverse diameter is dependent chiefly upon the extension of the thin-walled dorsal and lateral regions of the body-wall. It seems, therefore, probable, as above suggested, that the septa first become incomplete in the dorsal region largely in consequence of the undue stretching to which they are there subjected, which has caused here a thinning and eventually a disruption and disappearance of the septa. On the other hand, their ventral portions persist for a very considerable period, and play an important part in later development in connection with the nephridia and nephrostomial blood-vessels.

(c) Formation of the Nephridia.

I shall now proceed to a description of the histogenetic processes by which the nephridia are differentiated out of the originally uniform somatopleuric layer of the mesoblast. In the region immediately adjoining the pole-cells this layer, as described above, is composed of a continuous nucleated protoplasm without cell-boundaries and without visible differentiation; at a slightly more anterior position, however, where the somatopleure passes into continuity with the newly forming septum, the differentiation of the longitudinal muscle-fibres of the body-wall is already in progress. These structures make their first appearance at a very early period, in that portion of the mesoblast which is in immediate contact with the ectoderm of the body-wall (Plate 23, Figs. 13, 14, 21, 24). The fibres first become visible in two ventro-lateral areas on either side of the ventral nerve-cord, which is just beginning its appearance (*n.c.*); and at a slightly later period they appear also in two dorso-lateral areas on either side of the dorsal mesentery. Along the line of insertion of the dorsal setae muscle-fibres do not at first appear.

At the earliest appearance the fibres have in cross section the appearance of a row of deeply-staining dots at the boundary between ectoderm and mesoderm (Plate 23, Figs. 13, 21, 24). At a slightly later stage (Figs. 15, 23) the dots have become larger and better defined, and have assumed the typical appearance of triangular wedge-shaped structures, which stain very deeply in the erythrosine and project into the protoplasm of the mesoblast cells. In the ventro-lateral region the mesoblast nuclei have become arranged in a single layer, and in cross section the mesoblast has assumed the appearance, which is very typical for this stage, of a row of nucleated cells, unseparated by cell-walls, and containing in their interior deeply staining longitudinal muscle fibrils (Plate 23, Figs. 13, 15, 19, 23). It is evident that the longitudinal muscle-fibres are originally laid down in the interior of these cells, which may therefore with propriety be termed myoblast cells. The cells, however, it is to be noted, present no constant and regular arrangement and are not sharply defined from one another. At this stage the longitudinal muscles are thus composed of fibrillae applied to the body-wall and covered internally by a nucleated layer of undifferentiated protoplasm (sarcoplasm). The condition recalls that which exists throughout life in certain other species, particularly the Nemathelminthes. The transverse muscles on the other hand are not visible until a much later stage; they appear externally to the longitudinal muscles, and apparently in relation to the inner layer of the ectodermal cells[1]. The above myoblasts at all events have nothing to do with their formation.

Cross sections passing through the region immediately behind the early septum show the above-described appearances in a characteristic manner (Figs. 13, 15, 19, 23). Longitudinal sections (Plates 22 and 23, Figs. 9, 10 and 31), passing through the ventro-lateral regions, show that the mesoblastic layer is thickest and best defined at the junction of septum and body-wall. It is in this region that the embryonic rudiments of the nephridia (*n*) first become distinguishable from the rest of the mesoblastic layer. It must be emphasized however, that there is at first no setting aside of special nephridial cells; nothing comparable to the septal nephroblasts or "funnel-cells" described by

[1] Ed. Meyer (1901) gives a summary of the evidence on this point, from which it would appear that an ectodermal origin is the rule, if not invariable, for the circular body-musculature of annelids.

Vejdovsky, Wilson and Bergh and more recently by Bürger (1902). The nephridia simply become gradually differentiated out of an originally uniform and homogenous mesoblast which in early stages presents no definite cell-boundaries. The differentiation of the nephridium starts from the angle between septum and body-wall; but at first no visible differences exist between the nephroblastic mesoderm and the adjoining myoblastic or septal mesoderm.

The first signs of the appearance of the nephridium are visible usually at the second septum in advance of the growing zone Young larvae of five somites thus as a rule exhibit the first larval nephridium in the earliest stages of its formation. The longitudinal section represented in Fig. 9, Plate 22 shows the differentiating 2^d nephridium in somite V. At this stage the rudimentary organ has the form of a somewhat triangular mass of protoplasm continuous anteriorly with the fourth septum. Fig. 10, Plate 23 shows a similar stage in the formation of the fourth nephridium; and Fig. 31 similarly represents the rudiment of the sixth. The continuity with the septum at the junction of the latter with the body-wall is perhaps the most characteristic feature of the early nephridial rudiment.

The histological differentiation of the nephridial cells can be studied to better advantage in transverse sections. In Plate 23, Fig. 13, which represents a section through the fourth septal region of a larva of 5—6 somites, the somatopleuric cells of the ventrolateral region are entirely alike, with nothing to distinguish the future nephridial region from the other portions of the mesoblast. The protoplasm is homogenous and non-granular, the nuclei are similar to one another in size and appearance, and cell-walls are indistinguishable. At this stage in fact no essential differences exist between the cells of this intersegmental region, and those of the intersegmental region of somites II and III, where no nephridium is formed (Plate 23, Fig. 12). In Fig. 15, which represents a section through the beginning of somite VI in a larva of about eight somites, one of the cells of the right side is distinguished from the others by the presence of a small space, bordered by deeply staining protoplasm, which has made its appearance in the immediate vicinity of the nucleus. This minute space is the first indication of the appearance of the nephridial lumen, which, it is of interest to note, always seems to arise in the neighborhood of the nucleus. In other respects the cell which shows this peculiarity is entirely similar to the adjoining purely myoblastic cells, even to the possession

of muscle-fibres in its interior. Fig. 23, Plate 23 shows a similar condition. The nephridium is thus differentiated out of a portion of the original mesoblast which in its early stages possesses the same properties and undergoes the same transformations as the other portions of the layer.

At a slightly later stage the nephridial cells become more readily distinguishable from the adjoining purely myoblast cells. The lumen becomes more distinct and the body of the differentiating organ increases in size, apparently in part at the expense of the protoplasm of the adjoining mesoblast cells, which become visibly smaller. In cross section the nephridial rudiment is soon observed to be more prominent than the adjoining myoblastic cells, and its boundaries appear better defined (Plate 23, Figs. 23 left, 19 left). Its protoplasm becomes vacuolated and minute granules in many cases begin to make their appearance in its interior; the lumen becomes progressively wider and better defined and the cilia become visible. In the section represented in Fig. 19 (3 somites from the growing zone) the nephridium of the left side is somewhat more advanced than that of the right and is becoming sharply defined from the adjoining myoblast cells, which have perceptibly diminished in volume. In the next somite of the same larva (Fig. 18) the boundaries of the nephridium are quite definite, and flattened mesoblast cells are becoming applied to its surface to form the outer peritoneal covering of the organ. The nephridium in the somite next in advance (Fig. 17) is still more highly differentiated; the lumen is more spacious and the excretory granules are more numerous. At this stage the organ has the form of a simple tubule with an intracellular lumen opening anteriorly through the septum into the cavity of the adjoining somite. The progressive histological differentiation of the early nephridia is well shown in the series of sections represented in these drawings (Plate 23, Figs. 16—21).

As the nephridium advances in development the myoblast cells gradually diminish in volume, while at the same time the muscle-fibrils in their interior increase in size (Figs. 16—21). Eventually the undifferentiated protoplasm or sarcoplasm is reduced to a thin layer occupying the interstices between the fibrils and containing here and there a flattened nucleus. In later stages (Plate 23, Figs. 25—28) the muscle fibres become much more numerous and more closely set together, and the sarcoplasm is reduced to an inconspicuous interfibrillar matrix in which the fibres are imbedded. The innermost layer

of the sarcoplasm seems to become membranous and to contribute to the formation of the peritoneal lining of the body-cavity.

The nephridial rudiment can as a rule be distinguished before the septum has assumed a definite membranous structure (Plate 23, Fig. 31). It is therefore difficult to decide whether or not the nephridium is derived chiefly from one or other of the two lamellae of which the septum is composed, or from both. From all appearances, however, it seems clear that neither lamella is exclusively concerned in its formation but that both contribute in part; and that the post-septal mesoblast also participates in the process. The protoplasm of the nephridial rudiment and that of the septal cells are at first continous with one another; it is only later that the boundaries of the two become sharply defined. The fact, however, that at its very earliest appearance the nephridial lumen communicates with the body-cavity of the preceding somite proves that the mesoblastic wall of this somite enters, in part at least, into the formation of the early nephrostome. It cannot, however, be said that the nephrostome is formed exclusively from the posterior wall of this somite. The early nephridial rudiment is in fact a continuous and undivided structure without regional delimitations, and it is not until much later that the nephrostome becomes distinct from the glandular portion of the organ. It is impossible, therefore, to say that one definite portion of the nephridium is derived from one somite and another portion from another somite. It is even impossible in very early stages to sharply define the limits of the mesoderm of successive somites, since the differentiation of somites is itself a gradual process, and the nephridial rudiment is already laid down before the segmental limits are sharply defined. It is, however, true that in its early undifferentiated condition the nephridium is continuous with mesodermal tissue which later forms portions of two successive somites. The organ, however, is differentiated as a whole without strict reference to segmental limits. Even cell-limits, as already pointed out, are not sharply defined until the organ has already acquired many of its most distinctive characters. The whole of the early nephridium is, however, strictly mesoblastic and the ectoderm plays no part whatever in its formation. Later in development, as will be shown, the ectoderm apparently contributes to the formation of the terminal vesicle; but as originally laid down in early development the entire organ is strictly mesoblastic.

The structure of the early nephridium, as present in the fourth

or fifth somite in advance of the growing zone, is shown in longitudinal section in Fig. 11, Plate 23. The anterior end of the organ extends across the thin ectodermal region just behind the segmental limit, and its lips are continuous with the remains of the primitive septum (not shown in Fig. 11). The organ consists of a straight unbranched tubule whose walls are composed of a continuous vacuolated protoplasm containing excretory granules. An axial ciliated lumen is present, which freely communicates with the body-cavity anterior to the septum by means of a minute opening through which the cilia project. Nuclei are present in the walls of the organ, which as yet shows no division into well-defined cells. As yet the lumen does not communicate with the exterior, although the posterior extremity of the organ is closely applied to the ectoderm and has apparently become continuous with the latter. Fig. 34, Plate 24 represents a tangential section through the ventro-lateral region of a larva of 13—14 somites, showing the two most anterior nephridia. The nephridia are the 2nd and 3rd larval nephridia (2nd provisional and 1st definitive, of somites V and VI respectively), the first pair of larval nephridia having already disappeared. The nephridia have increased in size considerably as compared with the stage represented in Fig. 11, Plate 23, but are otherwise essentially as described above. The posterior fusion with the body wall is here shown; the fusion takes place slightly behind and internally to the row of ventral hooked setae. The lumen is incomplete posteriorly. Anteriorly the continuity of the nephrostomial border with the septum is clearly shown.

At this period the nephridium is, in brief, a simple tubule with intracellular lumen, of the kind frequently described in other larval Annelids (cf. Meyer, 1887—88, Lang, 1889). It is peculiar, however, in being anteriorly in open communication with the body-cavity. In this peculiarity it presents a distinct contrast to the pronephridia described by Meyer and Lang, which are described as closed internally and as bearing a marked resemblance to the flame-cells of Turbellaria — a resemblance which has formed the basis of much phylogenetic speculation. The pronephridia of *Arenicola*, however, possess a distinct coelomic aperture of the kind described, as I have observed with perfect clearness an indefinite number of times. The anterior region of these organs in fact, together with a portion of the adjoining septum, constitutes the primitive nephrostome, from which the adult nephrostome is directly derived, as will shortly be shown.

It is noteworthy that at the stage represented in Fig. 34, Plate 24 the two foremost pair of nephridia are in all respects alike, although the anterior of the two later on completely degenerates and disappears, while the posterior continues its development and forms the first definitive nephridium of the adult. The first larval nephridium (in somite IV) has in most larvae already disappeared at this stage. The time of its disappearance is variable; in some larvae it has already disappeared at a stage of 9—10 somites, while in others it may persist in a recognizable form until fifteen or more somites have been attained. The second larval nephridium, which correspond to the first definitive nephridium of *A. marina*, also degenerates and disappears, but not until a considerably later stage.

(d) Later Development of the Nephridium.

The later development of the nephridium consists chiefly (1) in an increase in size and an accompanying division into well-defined cells with definite boundaries; (2) in a differentiation of the anterior region of the nephridium, and apparently also of a portion of the adjoining septum, to form the nephrostome, and in the establishment of characteristic relations with the blood-vessels; and (3) in the formation of the terminal vesicle. Each of these processes will be considered in order.

Subdivision into Cells.

In nephridia of the stage represented in Fig. 34, Plate 24 no definite cell-boundaries are visible, although the protoplasm has the typical vacuolated structure and contains excretory granules. It remains none the less continuous and undivided from end to end of the organ; its nuclei are small and as yet differ only slightly from the neighboring mesodermal and ectodermal nuclei of the body-wall. The lumen retains this intracellular character for a considerable period. Fig. 25, Plate 23 represents a cross section of the last nephridium (somite XI) of a more advanced larva than that of Fig. 34; the organ has increased considerably in size and its protoplasm, together with the large nucleolated nuclei, shows the structure characteristic of fully differentiated and functional excretory cells. As yet however, cell-limits have not appeared and the lumen remains intracellular. Fig. 37, Plate 24 represents a longitudinal section of the corresponding nephridium (somite XI) of a slightly more advanced larva in which the organ is beginning to show a subdivision into

cells. A cross section of a similar nephridium is represented in Fig. 26, Plate 23. The cells are large and few in number, and possess large nucleolated nuclei. At the narrower posterior region of many nephridia of this stage the lumen may remain intracellular, even although its anterior region may be intercellular and bounded by two or three distinct cells in cross section. As the cells increase in number, the entire lumen becomes intercellular. The distinction between the two forms of lumen seems thus purely artificial and a continuous gradation can be traced.

The subdivision into cells takes place apparently in simple relation to the increased calibre of the lumen of the organ. Accordingly it is found, as growth proceeds, that the lumen becomes bordered by a well-defined layer of cubical excretory cells whose number in cross section is in general directly proportional to the measure of the circumference of the lumen. Figs. 27 and 28, Plate 23 show successive stages in the formation of this epithelium. Fig. 28 represents a cross section through the body of a nephridium of almost the same stage as that of Fig. 42, Plate 25. Five cells are already visible in cross section, and their inner ends are beginning to project into the lumen in the manner characteristic of latter stages. Figs. 45, 46—54, Plate 25 and Fig. 6a, Plate 22 show still more advanced nephridia with a greatly increased number of cells in cross section.

Since the length of the nephridium in *Arenicola* is limited, never exceeding that of the somite to which it belongs, the only way in which it is possible to secure the necessary increase in the extent of the excretory surface is by an increase in the calibre of the organ. Since each nucleus is in direct physiological relation to only a limited portion of the excretory protoplasm, the increase in calibre entails a corresponding increase in the number of cells in cross section. The cells retain an approximately uniform size (as may seen by comparing the above figures), and increase in number (apparently by direct division) as the epithelium increases in extent. Mitoses are never seen in the excretory epithelium; and it seems clear that the cells when they exceed a certain limit of size, undergo a simple subdivision, preceded by an amitotic division of the nucleus. I have not directly observed the several stages of this process; the nuclei, however, are frequently seen in an irregular or constricted form, and subdivision probably simply represents the extreme of such a condition. The formation of a cell wall between the two

nuclei thus formed would complete the process. The structure of the larval excretory cells varies but slightly at different stages. In the adult nephridium the cells have become very numerous and greatly compressed in a lateral direction, assuming a marked columnar structure; in consequence of this, apparently, the different regions of individual cells may present more marked differences from one another than are found in the broad cubical cells of the larval nephridium. In essential histological character, however, the larval and adult cells seem to differ but slightly from each other (see p. 370).

Nephrostome and its Associated Blood-Vessels.

In the formation of the nephrostome both the anterior region of the original nephridium and a portion of the adjoining septum take part. From its earliest appearance, as above shown, the nephridium possesses an anterior opening into the body-cavity of the next somite; but at first the marginal region bordering this opening is in no respect different from the remainder of the organ. When subdivision into cells begins the cells of the anterior region at first entirely resemble the others in structure and appearance; as growth proceeds, however, subdivision progresses more rapidly in these cells than in those behind and as a result the more anteriorly situated cells become smaller and more cubical. At the same time they lose their distinctively excretory character and the protoplasm becomes more homogeneous in appearance, while the vacuoles and excretory granules disappear (Plates 24 and 25, Figs. 37, 39, 42).

In Figs. 37 and 39, a portion of the adjoining septum appears to be assuming the character of a cubical epithelium and thus to be contributing to the extension of the dorsal lip of the funnel. The limits between septum and nephridium proper are in fact not sharply defined in early stages (Plate 24, Fig. 34); and until the funnel-epithelium is definitely formed, it is impossible to say where the two become continuous. Its hinder part however is unquestionably formed from the anterior cells of the nephridium proper (Figs. 37—39, 42), while its marginal cells, especially those of the dorsal lip, seem to be formed in the region of the original septum. The close relation of the dorsal lip to the septal structures, especially the blood-vessels (a relation which persists throughout life), is thus explained. The anterior portion of the nephridium becomes in this manner composed of an epithelium of small cubical ciliated cells (shown in

cross section in Plate 25, Figs. 43 and 44). The cilia of these cells become shorter and more numerous (compare Plate 24, Figs. 38, 39; Plate 25, Figs. 42, 46—49), while at the same time the nuclei become smaller and more rounded, and the nucleoli characteristic of the excretory cells usually disappear. Eventually a well-defined funnel region is formed whose cells are sharply distinct from the excretory cells behind (Figs. 46—49).

During the earlier stages of the above transformation the intersegmental septum undergoes changes which lead to the formation of the segmental blood-vessel. The septum at the beginning of the period in question extends obliquely forward from the ventral region of the stomach (where it is continuous with the sub-intestinal blood-vessel) to the ventral body-wall, forming a thin membrane which extends laterally to a point slightly above the level of the early nephrostome (Plate 25, Fig. 43). In its lateral portion its border becomes continuous with the lip of the early nephrostome, as above described — the anterior face of the septum being directly continuous with the epithelium of the funnel — while the posterior lamella passes directly into the peritoneum covering the nephridium. Figs. 37—39, Plate 24 show the relations of septum and nephridium at the early period of differentiation of the nephrostome before definite blood-vessels have appeared.

Each segmental blood-vessel appears in the septum (see Plate 25, Fig. 43, in which portions of the original septum yet remain), originally as a space between the two lamellae of the latter. The vessel begins its formation at the junction with the sub-intestinal blood-vessel (Plate 22, Fig. 9) and gradually extends outward to the body-wall where it joins the lateral longitudinal vessel, also formed about this time. (The relations of the segmental vessel to the nephridium are in part shown in Plate 25, Figs. 42—44). Near its junction with the body-wall the main vessel gives off a branch (the nephrostomial vessel) which curves back and passes inward and backward along the dorsal lip of the nephrostome between the funnel-epithelium and the peritoneum, to the glandular portion of the nephridium along which it passes as the main nephridial vessel. The nephrostomial vessel is thus directly continuous with the segmental vessel and is formed in essentially the same manner as this latter, representing in reality a space between the posterior septal lamella (represented by the peritoneum) and the anterior lamella at the region where the latter joins the funnel-epithelium with which it is

continuous. As the epithelium increases in extent the vessel acquires its definitive position just external to the margin of the dorsal lip.

In this way are defined the limits of the future dorsal and ventral lips, the former of which is distinguished by the presence of the blood-vessel which runs along its entire margin. At the inner (future posterior) angle of the nephrostome the vessel passes on to the body of the nephridium and gradually extends backwards to form the nephridial vessel. This vessel also represents a space between the peritoneum and the nephridial epithelium, and is formed as a simple continuation of the nephrostomial vessel. A slight peritoneal fold extending along the length of the nephridium (Plate 23, Figs. 25, 26) marks in early stages the position of the future vessel. In the more advanced nephridium represented in Fig. 27 the vessel has become well-defined in the anterior part of the nephridium, while posteriorly it is still represented by the peritoneal fold. Later the vessel completes its backward extension and forms, as well known, the chief vascular supply of the glandular region and terminal vesicle.

It is impossible in this place to give a full account of the manner in which all the blood-vessels of *Arenicola* arise, and the above brief account serves simply to explain the manner in which the characteristic relations arise between the segmental blood-vessel and the nephrostome. We have seen that the nephrostomial blood-vessel is formed as a portion of the system of septal blood-vessels; and that its association with the funnel depends simply upon the fact that this structure itself represents in large part simply a differentiated part of the septum[1].

Shortly after the appearance of the system of septal blood-vessels the membranous portion of the septum disappears[2]. The nephrostome then undergoes a change of position, its dorsal border assuming the antero-posterior direction of the nephridial blood-vessel, and the aperture consequently becoming directed inwards

[1] For the vascular supply of the adult nephridium see GAMBLE & ASHWORTH, 1900. Their Fig. 29 shows in a simple and clear manner the essential vascular relations of the nephridia. The detailed distribution of the blood-vessels of *A. cristata* has been the subject of investigation at the Marine Biological Laboratory, the results of which are not yet published.

[2] With the exception of a small portion extending from the anterior angle of the nephrostome to the body-wall and bearing the extra-nephridial part of the segmental vessel see Plate 22, Fig. 6a, cf. also GAMBLE & ASHWORTH 1900, Figs. 53—54).

(Plate 25, Figs. 44, 46—49) as in the adult. The slip of transverse muscle which binds the nephrostome down to the body-wall has already appeared at the stage of Fig. 44, in a manner not satisfactorily understood. The slip however is associated with the segmental blood-vessel and is attached to the anterior border of the nephrostome near the point where the nephrostomial blood-vessel takes it rise. The fact of its attachment to the dorsal lip at the anterior angle of the funnel becomes thus to some degree intelligible.

The origin of the germ-cells, which arise in connection with the early nephridial vessels, may be briefly referred to here. Mere mention of the place and manner of origin of these cells will be sufficient, since the spermatogenesis and ovigenesis of *Arenicola* have been the subject of special investigation at Woods Hole by other authors an account of whose work will it is hoped appear before long.

The nephridial vessels in somites VII—X (2nd to 5th nephridia) are associated with the formation of the gonads. The early germ-cells in connection with each nephridium become distinguishable soon after the appearance of the blood-vessel of the latter, and arise as a proliferation of the peritoneal cells of its wall. They appear first on the anterior and first-formed portion of the vessel, i. e. in the region immediately adjoining the posterior angle of the funnel, and at their first appearance (Plate 23, Fig. 27) have the form of somewhat enlarged vesicular nuclei surrounded by a small quantity of protoplasm and otherwise differing but slighty from the unaltered peritoneal cells. As growth proceeds the germ-cells increase in number and in size and acquire a very characteristic appearance Plate 25, Fig. 56). The nucleus becomes greatly enlarged and is. (surrounded by a well-defined protoplasm of homogeneous appearance Fig. 56 represents the appearance of these cells (oö-or spermatogonia) on the second nephridium of a larva of a well-advanced stage. The large vesicular nuclei, whose chromatin is arranged in scattered clumps closely applied to the nuclear membrane, already bear a close resemblance to the nuclei of the large oögonia or spermatogonia of the adult gonad. The germ-cells usually appear on their respective nephridia in the order of the formation of these organs, i. e. in order from before back. I have never found them in connection with the first or last pair of nephridia, which typically do not bear gonads in the adult.

The later development of the nephrostome consists essentially in the extension of its epithelial surface, and in the completion of the

characteristic relations of this epithelium to the blood-vessels. As explained above, the formation of the series of dorsal vascular processes, and also of the vesicle of the ventral lip, is in all probability primarily dependent upon the increase in epithelial surface. I have not however been able directly to study the early condition of these characteristic structures, which do not arise until a late stage of development and have not yet begun their appearance in the most advanced larvae at my disposal.

Terminal Vesicle.

The terminal vesicle — as might have been expected from the similarity of its adult structure to that of the glandular region — is formed as a differentiation of the most posterior portion of the primitive nephridium. There is no ectodermal invagination and from the resemblance in structure between the two regions it would appear a priori probable that the vesicle, like the tubular portion of the nephridium, is chiefly if not entirely of mesoblastic origin. A complete fusion, however, takes place at an early stage between the ectoderm and the posterior end of the nephridium, and it is from this region of fusion, in which the limits of ectoderm and mesoderm become indistinguishable, that the vesicle is differentiated. In all probability, therefore, its distal portion is derived from a region which originally was of ectoblastic origin; it seems however impossible to decide the extent to which each germ-layer has taken part in its formation. In point of fact the vesicle is differentiated as a whole, without regard to limits of germ-layers, from the extreme posterior region where the nephridium and the ectoderm become indistinguishably fused (see Plates 24 and 25, Figs. 34, 37—42).

Fig. 34, Plate 24 represents the early nephridia of somites V and VI in a larva of 14 somites. The nephridium is fused with the ectoderm slightly behind and internal to the ventral hooked setae at a point where the nephropore afterwards opens. At the point of fusion, ectoderm and mesoderm appear simply to become continuous with each other without any visible line of demarcation. The portion of the nephridium immediately adjoining the fusion remains similar to the rest of the organ until a relatively late stage (cf. Plates 24 and 25, Figs. 37—42). Fig. 40 represents a cross section through the posterior portion of the first nephridium of a larva of the full number of somites and a length of about 1,75 mm. The

wall of this region is vacolated and contains numerous coarse deeply-staining granules, which are also present in the adjoining ectoderm; but no sharply defined terminal vesicle is as yet present. In the nephridium represented in Fig. 42 (2nd nephridium of a somewhat more advanced larva) the conditions are essentially similar.

In Plate 25, Fig. 45, a representation of a cross section of a still more advanced stage, the earliest condition of the vesicle is seen. The terminal section of the nephridium has become dilated and has acquired thinner walls which however in all other respects are similar to those of the glandular regions proper. The strand of muscle-fibres which extends over the nephridium at the junction of the thick-walled glandular region represents a portion of the original longitudinal muscle-layer (which has already become associated with the terminal region at the stage of Fig. 40). These muscle-fibres constitute the entire early musculature of the organ; later an extensive network of muscle-fibres is formed over the entire surface of the vesicle.

Figs. 52—55, Plate 25 represent a later condition of the vesicle, which has become much enlarged, and well defined with reference to the adjoining glandular region. The most striking characteristic of the vesicle in this larva was the presence of the large intensely staining granules, both in the wall of the vesicle and in the neighboring ectoderm (see Fig. 51). The presence of granules in the ectoderm of this region is a common phenomenon, and is somewhat difficult to understand. Possibly the granules in the preparation represent drops of fluid excretory matters which find their way between the ectodermal cells and collect there. No external opening at this stage can as a rule be detected, and the contractions of the vesicle may possibly force the excretory matters into the intercellular spaces of the ectoderm.

Fig. 6a, Plate 22 represents the vesicle at a later stage in a distended condition, showing the thin walls composed of flattened cells. In larvae of this stage the contractions of the vesicle may readily be observed through the transparent body-walls. In later development the number of epithelial cells increases greatly and the cells themselves become columnar (see above p. 370). The musculature of the wall also undergoes a great extension.

Literature.

This list includes papers and memoirs dealing with the structure and development of the nephridia of Annelida. Reference has been omitted to many papers that have been consulted relatively to the nephridia of other groups of animals.

1. **Apáthy, St.,** Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. in: Z. Anz. 14. Bd. 1891 pp. 388—393.
2. **Beddard, F. E.,** On the Occurrence of Numerous Nephridia in the same Segment and on the Relationship between the Excretory System in the Annelida and in the Platyhelminths. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28 1888 pp. 397—411 Pl. 30, 31.
3. —— On certain points in the Structure of *Urochaeta* and *Dichogaster*, with further remarks on the Nephridia of Earthworms. Ibid. Vol. 29 1888 pp. 235—282 Pl. 23, 24.
4. —— On the Homology between Genital Ducts and Nephridia in the Oligochaeta. in: Proc. R. Soc. London Vol. 48 1890 pp. 452—455.
5. —— Researches into the Embryology of the Oligochaeta. 1. On certain points in the Development of *Acanthodrilus multiporus*. in: Q. Journ Micr. Soc. (2) Vol. 33 1892 pp. 497—540 Pl. 30, 31.
6. **Benham, W. Bl.,** The Nephridium of *Lumbricus* and its Blood-supply, with Remarks on the Nephridia in other Chaetopoda. Ibid. (2) Vol. 32 1891 pp. 293—334 Pl. 22—25.
7. —— Postlarval Stage of *Arenicola marina*. in: Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth Vol. 3 1893 pp. 48—52 Pl. 1.
8. **Bergh, R. S.,** Über die Metamorphose von *Nephelis*. in: Zeit. Wiss. Z. 41. Bd. 1884 pp. 284—301 Taf. 18, 19.
9. —— Die Exkretionsorgane der Würmer. in: Kosmos 17. Bd. 1885 pp. 97—122 Taf. 2.
10. —— Die Metamorphose von *Aulastoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd. 1885 pp. 231—291 Taf. 12—15.
11. —— Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei *Criodrilus*. Ibid. 8. Bd. 1888 pp. 223—248. Taf. 13, 14.
12. —— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890 pp. 469—526 Taf. 19—21. 2. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Ibid. 52. Bd. 1891 pp. 1—17 Taf. 1, 2.
13. —— Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Ibid. 66. Bd. 1899 pp. 435—449 Taf. 30.
14. **Bolsius, H.,** Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. in: Cellule Tome 5 1889 pp. 369—436 Pl. 1—3.
15. —— Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. Ibid. Tome 7 1890 pp. 3—77 Pl. 1—3.
16. —— Les organes ciliées des Hirudinées (*Nephelis*). Ibid. 1891 pp. 291—317 Pl. 1, 2.
17. **Bourne, A. G.,** On the structure of the Nephridia of the Medicinal Leech. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 20 1880 pp. 283—302 Pl. 24, 25.
18. —— Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Ibid. Vol. 24 1884 pp. 419—506 Pl. 24—34.

19. **Bourne, A. G.,** Review: The Nephridia of Leeches. Ibid. Vol. 34 1894 pp. 545—565.
20. —— On certain points in the Anatomy and Development of some Earthworms. Ibid. Vol. 36 1894 pp. 11—33 Pl. 2—5.
21. **Bürger, O.,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nephelis*. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 4. Bd. 1891 pp. 697—738 Taf. 41—43.
22. —— Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulastoma gulo*. in: Zeit. Wiss. Z. 58. Bd. 1894 pp. 440—459 Taf. 26—28.
23. —— Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Clepsine*. Ibid. 72. Bd. 1902 pp. 525—544 Taf. 30—32.
24. **Child, C. M.,** The early Development of *Arenicola* and *Sternaspis*. in: Arch. Entwicklungsmech. 9. Bd. 1899 pp. 587—723 Pl. 21—25.
25. **Cosmovici, L. C. E.,** Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides polychètes. in: Arch. Z. Expér. Tome 8 1879—1880 pp. 233—372 Pl. 19—28.
26. **Cunningham, J. T.,** On some points in the Anatomy of Polychaetes. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28 1887 pp. 229—278 Pl. 17—19.
27. **Eisig, Hugo,** Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.
28. **Fauvel, Pierre,** Les stades post-larvaires des Arénicoles. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 127 1898 pp. 733—735.
29. **Fraipont, J.,** Le genre *Polygordius*. in: Fauna Flora Golf. Neapel 14. Monogr. 1887.
30. **Goodrich, Ed. S.,** On a new organ in the Lycoridea and on the Nephridium in *Nereis diversicolor*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 34 1893 pp. 387—402 Pl. 34, 35.
31. —— On the Coelom, Genital Ducts, and Nephridia. Ibid. Vol. 37 1895 pp. 477—510 Pl. 44, 45.
32. —— On the Nephridia of the Polychaeta. Part 1. On *Hesione*, *Tyrrhena* and *Nephthys*. Ibid. Vol. 40 1897 pp. 185—195 Pl. 6—9.
33. —— Id. Part 2. *Glycera* and *Goniada*. Ibid. Vol. 41 1898 pp. 439—457 Pl. 32—35.
34. —— On the Body-cavities and Nephridia of the Actinotrocha larva. Ibid. Vol. 47 1903 pp. 103—121 Pl. 8, 9.
35. **Graf, Arnold,** Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von *Nephelis vulgaris*. in: Jena. Zeit. Naturw. (2) 21. Bd. 1893 pp. 163—195 Taf. 7—10.
36. —— Über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen. in: Z. Anz. 18. Bd. 1895 pp. 65—70.
37. —— Hirudineenstudien. in: Nova Acta Leop. Carol. 72. Bd. 1899 pp. 219—404 Taf. 1—15.
38. **Hatschek, B.,** Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien 1. Bd. 1878 pp. 1—128 Taf. 1—8.
39. —— Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus*. Ibid. 3. Bd. 1881 pp. 1—34 Taf. 1—3.
40. —— Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Ibid. 6. Bd. 1886 pp. 1—12.
41. —— Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Phil. Ibid. 6. Bd. 1886 pp. 1—28 Taf. 1—5.

42. **Hoffmann, R. Wolfg.,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. in: Zeit. Wiss. Z. 66. Bd. 1899 pp. 335—357 Taf. 20, 21.
43. **Kleinenberg, N.,** Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Ibid. 44. Bd. 1886 pp. 1—227 Taf. 1—16.
44. **Kyle, H. M.,** Nephridia, Reproductive Organs, and Postlarval Stages of *Arenicola*. in: Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 18 1896 p. 295—301 Pl. 13—15.
45. **Lang, Arnold,** Die Polycladen des Golfs von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monogr. 1884.
46. —— Beiträge zu einer Trophocöl-Theorie. in: Jena. Zeit. Naturw. (2) 38. Bd. 1903 pp. 1—376 Taf. 1—6.
47. **Maziarski, Stan.,** Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. in: Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Lemberg 2. Bd. 1903 pp. 1—81 Taf. 1—3.
48. **Mesnil, F.,** Les genres *Clymenides* et *Branchiomaldane* et les stades postlarvaires des Arénicoles. in: Z. Anz. 21. Bd. 1898 pp. 630—638.
49. **Meyer, Ed.,** Studien über den Körperbau der Anneliden. 1. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1887 pp. 592—741 Taf. 22—27. — 2. Ibid. 8. Bd. 1888 pp. 462—662 Taf. 23—25. — 3. Ibid. 14. Bd. 1901 pp. 247—585 Taf. 12—17.
50. —— Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. in: Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890 pp. 296—308.
51. **Moore, J. P.,** On the Structure of the Discodrilid Nephridium. in: Journ. Morph. Boston Vol. 13 1897 pp. 327—380 Pl. 20—23.
52. **Rosa, D.,** Il cloragogo tipico degli Oligocheti. in: Mem. Accad. Sc. Torino (2) Tomo 52 1903 pp. 119—144.
53. —— Nefridii di Rotifero in giovani Lombrichi (Nota preliminare). in: Boll. Mus. Z. Anat. Comp. Torino Tomo 18 No. 440 1903.
54. **Schaeppi, Th.,** Das Chloragogen von *Ophelia radiata*. Eine morphologisch-physiologische Studie. in: Jena. Zeit. Naturw. (2) 28. Bd. 1894 pp. 247—293 Taf. 16—19.
55. **Vejdovský, Fr.,** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1889—1890.
56. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von *Megascolides australis*. in: Arch. Mikr. Anat. 40. Bd. 1892 pp. 552—562 Taf. 32.
57. **Whitman, C. O.,** Embryology of *Clepsine*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18 1878 pp. 215—315 Pl. 12—15.
58. —— Germ-layers in *Clepsine*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 1 1887 pp. 105—182 Pl. 4—6.
59. **Wilson, Edm. B.,** The Embryology of the Earthworm. Ibid. Vol. 3 1889 pp. 387—462 Pl. 16—22.
60. **Woltereck, R.,** Trochophora-Studien. Über die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius*-Arten der Nordsee. in: Zoologica Stuttgart 34. Heft 1902.

Explanation of Plates 22—25.

All the figures of microscopic structure were drawn with the aid of the camera lucida under Zeiss objectives; Figs. 35 and 36 with 8 mm. obj., Oc. 6; Fig. 41 with 2 mm. apochromat., Oc. 1; Figs. 7, 8 and 29 with 2 mm. apochrom. Oc. 2; and the remainder with 2 mm. apochromat. Oc. 4. Finer details were usually drawn in with Oc. 6.

Reference Letters.

The number of the somite is indicated by a Roman numeral.

Each nephridium is designated by the letter n with an exponent to indicate its number in the larval stage, thus: $n_2 = 2^{nd}$ larval nephridium (nephridium of somite V) etc. The position of the septum is indicated by the numbers of the somites which it separates, thus: $5—6 = 5^{th}$ septum.

b.w Body-wall.
c.c Chloragogen cells.
c.i.s Circum-intestinal blood-sinus.
c.m.f Circular muscle-fibres.
d_1, d_2 First and second diaphragms.
d.b.v Dorsal blood-vessel.
d.s Dorsal setae.
d.s.s Dorsal seta-sacs.
e.d.l Epithelium of dorsal lip of nephrostome.
e.g.z Ectoderm of growing zone.
e.v.l Epithelium of ventral lip of nephrostome.
ex.ep Excretory epithelium of nephridium.
ex.g Excretory granules.
g.c Germ cells.
gl.c Ectodermal gland-cells.
gl. neph Glandular region of nephridium.
g.z Growing zone.
int Intestine.
i.s Intersegmental septum.
l Leucocyte or excretophore.
l.b.v Lateral blood-vessel.
l.m.f Longitudinal muscle-fibres.
m.c Myoblast cells.
mn.c Mesenchyme cells.
m.p.n Mesoderm pole-nucleus.
m.s Muscular slip attached to dorsal lip of nephrostome.
mth Mouth.
m.t.v Muscle-fibres of terminal vesicle.
m.v.l Membranous wall of vesicle of ventral lip of nephrostome.
n.b.v Nephridial blood-vessel.
nst.ep Epithelium of nephrostome.
nst.v Nephrostomial blood-vessel.
ocs Oesophagus.
pb Proboscis.
pd Proctodaeum.
p.d.l Ciliated processes of dorsal lip of nephrostome.
p.m Post-mesodermal region of posterior extremity.
pn Peritoneum.
pn.f Peritoneal fold forming nephridial blood-vessel.
prost Prostomium.
s Septum.
sb Seta-forming ectodermal cell ('setiblast').
s.b.v Segmental blood-vessel.
s.oc.g Supra-oesophageal ganglion.
st Stomach.
t.m.f Transverse muscle-fibres.
t.v Terminal vesicle.
v.b.v Ventral or sub-intestinal blood-vessel.
v.b.w Ventral body-wall.
v.s Ventral seta.
v.s.s Ventral seta-sac.
v.v.l Vesicle of ventral lip of nephrostome.

Plate 22. Arenicola cristata.

Fig. 1. Portions of three successive adult nephridia, showing general appearance after exposure by removal of transverse muscles. × 2.

Fig. 2. First adult nephridium of left side, with nephrostome turned upward and spread open so as to show structure of dorsal and ventral lips. × 7.

Fig. 3. Second adult nephridium of left side, seen in its natural position from above; showing nephrostome, with slip of transverse muscle attached to the anterior border of its dorsal lip; also position of nephrostomial blood-vessel and gonad. × 5.

Fig. 4. Fourth nephridium of left side with nephrostome freed from its attachment and turned outward so as to show the outer portion of the ventral lip. × 5.

Fig. 5. Portion of transverse section of wall of glandular portion of nephridium. Explanation in the text. × 800.

Fig. 6. Portion of transverse section of epithelial wall of the vesicular ventral lip of nephrostome, showing the abrupt transition to the membranous portion of the same. × 800.

Fig. 6a. Longitudinal section of first nephridium of a larva of 5—6 mm., cut tangentially to body-wall, showing terminal vesicle, membrane connecting nephrostome to body-wall, and nephridial blood-vessel; also structure of the excretory cells. Section passes below the nephrostome. × 800.

Fig. 7. Sagittal section through a larva of the swarming stage (somite V in process of formation), showing general characteristics of tissues at this stage. Nerve cord differentiated in ventral ectoderm; septa incomplete dorsally; early lumen of stomach indicated; mesoderm of the extreme posterior region in process of differentiation. × 800.

Fig. 8. Sagittal section through larva at beginning of crawling stage (somite VI in process of formation), showing early septa, growing zone, and early proctodaeum. Absorption of yolk has progressed considerably since stage of Fig. 7. × 800.

Fig. 9. Horizontal section through posterior region of larva in which somite VII is in process of formation, showing early differentiation of mesodermal structures, septa, ventral blood-vessel, chloragogen cells, nephridia. × 800.

Plate 23. Arenicola cristata.

Fig. 10. Oblique section through posterior region of larva in which somite IX is in process of formation, showing large posterior mesoblast nucleus, growing zone, early septa, early nephridial rudiments and ventral blood-vessel. × 800.

Fig. 11. Longitudinal section through body-wall of a larva in which somite VIII is in process of formation, showing early pronephridia of somites IV and 5. Goblet-cells in ectoderm also shown. × 800.

Fig. 12. Cross section through ventral portion of intersegmental region 2—3 of a larva in which somite VII is just appearing, showing large myoblast cells all similar to one another in appearance. × 800.

Fig. 13. Cross section through intersegmental region 5—6 of a larva in which somite VII is in process of formation, showing disposition and histological structure of mesoblast in region of differentiating 6th septum. Longitudinal muscle-fibres appearing. × 800.

Fig. 14. Transverse section through growing zone of a larva in which somite VI is in process of formation. Section passes somewhat obliquely forwards from above down. Dorsally the undifferentiated mesoblast is shown; ventrally the region of formation of early 5th septum and longitudinal muscle-fibres. Ectodermal cells large and well defined with large nuclei. × 800.

Fig. 15. Cross section through intersegmental region 5—6 in a larva in which somite VII is just appearing; showing on the right side the commencing differentiation of the third larval nephridium (somite VI); lumen just appearing in cells otherwise similar to the adjoining myoblast cells. Ectoderm cells well defined. On left side is shown early condition of dorsal and ventral seta-sacs. × 800.

Fig. 16. Cross section through anterior of somite IV of a larva in which somite IX is just appearing. 1st provisional nephridium shown in cross section. Myoblast cells reduced. × 800.

Fig. 17. Similar cross section through somite V of the same larva. × 800.

Fig. 18. Similar cross section through somite VI of same larva. × 800.

Fig. 19. Similar cross section through somite VII of same larva. On left side nephridium further advanced than on right. Muscle-fibres less developed than in preceding somites, and myoblast cells larger. × 800.

Fig. 20. Similar cross-section through somite VIII of the same larva. On the left the section passes more anteriorly than on right and there shows intersegmental region 7—8 with myoblasts. Nephridal cell not yet distinguishable from the others. Shows also early seta-sacs which still retain connection with the ectoderm and to which flattened mesoderm cells are applied. Muscle-fibres less developed than in preceding somite. × 800.

Fig. 21. Section through region of formation of somite IX of the same larva Ventrally the section passes through region of formation of 8th septum; dorsally through the anterior border of the pigmented post-mesodermal region. Large well-defined cells of the ectodermal growing zone. Longitudinal muscle-fibres just making their appearance. × 800.

Fig. 22. Cross section through post-mesodermal region of same larva, showing small, pigmented, vacuolated, radially arranged ectoderm cells with their small deeply staining nuclei. A few flattened mesoderm cells applied to body-wall and proctodaeum. Strong cilia on ventral wall of proctodaeum. × 800.

Fig. 23. Cross section through anterior region of somite XI of a larva in which somite XII is in process of formation; showing commencing differentiation of 8th larval nephridium (6th definitive). Nephridium somewhat more advanced in development on the left side. Myoblast cells well defined but apparently undergoing reduction. Large embryonic nuclei in ectoderm; smaller nuclei in the ventral region have the characters of tissue nuclei, and are probably connected with the differentiating nerve-cord. × 800.

Fig. 24. Cross section through intersegmental region 11—12 of a larva in which somite XII is appearing; showing early mesoblast; intestine surrounded by blood-sinus continous with dorsal and ventral blood-vessels; large well-defined ectoderm cells of the growing zone. Differentiation of the ventral nerve-cord is in progress, and smaller, more deeply staining nuclei are seen in its vicinity. × 800.

Fig. 25. Cross section through nephridium and adjacent body-wall of somite XI of a larva of ca. 1.5 mm. length and ca. 45 somites. Nephridium (6th definitive of right side) still apparently one cell in cross section; showing also a peritoneal fold running along nephridium from septum in a position corresponding to the later nephridial blood-vessel. Nucleus large and nucleolated. Protoplasm vacuolated and containing granules; stains more deeply at border of lumen. Cross-cut cilia visible in lumen. × 800.

Fig. 26. Cross section through nephridium and adjacent body-wall of somite VIII of a larva of a later stage than that of Fig. 25 (ca. 1.6 mm.; ca. 50 somites). Nephridium (3rd definitive of left side) has become divided into cells and lumen has become intercellular; 3 cells present in cross section at this region. Histological characteristics of cells same as in Fig. 25. A similar membrane occupies position of future nephridial blood-vessel.

Fig. 27. Cross section through nephridium and adjacent body-wall of somite VIII (3rd definitive nephridium, left side) of a more advanced larva than that of Fig. 26 (ca. 2,0 mm.; full number somites); section passes just behind nephrostome and shows nephridial blood-vessel with an early germ cell applied to it. × 800.

Fig. 28. Similar cross section through middle region of 1st definitive nephridium (somite VI) of right side of a larva of later stage than that of Fig. 27 (2.5 mm.; full number somites). Nephridium 5 cells in cross section; histological structure as above. Nephridial blood-vessel present in anterior portion of nephridium. × 800.

Fig. 29. Horizontal section through posterior body-region of a larva in which somite XI is being formed. Section passes along level of nephridia and ventral setae, and shows the entire series of early nephridia. × 400.

Fig. 30. Sagittal section through posterior body-region of a larva in which somite XI is being formed. Shows early septa, intestine, nerve-cord. Septa in advance of somite VIII are dorsally incomplete. Shows also large terminal mesoblast-nucleus. × 800.

Fig. 31. Longitudinal section through early region of formation of nephridia in a larva in which somite XI is just appearing; showing early septa and associated nephridial rudiments of the 6th and 7th larval nephridia (somites IX and X). Pole-nucleus of mesoderm and mitosis in undifferentiated mesoderm cells also seen. Also the large ectodermal nuclei of the growing zone. × 800.

Plate 24. Arenicola cristata.

Fig. 32. Nearly horizontal section through the posterior region of a larva in which somite XVI is in process of formation. The ectodermal growing

zone, and the differentiation of the seta-sacs and early septa are shown. The proctodaeal cilia in the post-mesodermal region are shown; also the mesodermal nuclei applied to the proctodaeum and body-wall of this region. × 800.

Fig. 33. Horizontal section through the posterior achaetous region of a more advanced larva (ca. 1.4 mm. length; ca. 45 somites) showing the growing zone, and formation of early septa of this region. Post-mesodermal region sharply defined; a valve separating proctodaeum and rectum; circular muscle-fibres applied to body-wall and anal region in this region. × 800.

Fig. 34. Part of a horizontal section of a larva in which somite XIV is appearing. Section passes tangentially to median ventral region a little to left of nerve-cord. Shows early nephridia of somites V and VI (2nd provisional and 1st definitive nephridia), and their relations to septa, ventral hooked setae and body-wall. × 800.

Fig. 35. Sagittal section of a larva in which somite VIII is forming; showing early septa, incomplete dorsally. First septum distinctly separate from retractor muscle of proboscis. Diaphragms have not yet appeared. × 300.

Fig. 36. Sagittal section of a larva in which somite XIV is forming; showing the series of septa and early stage of 2nd diaphragm. Remains of 3rd primitive septum seen stretching from insertion of diaphragm to anterior region of stomach. × 300.

Fig. 37. Horizontal section of left nephridium of somite VI (1st definitive) in larva of ca. 2 mm. and 50 somites, showing early condition of nephrostome, and its continuity with the septum. × 800.

Fig. 38. Portion of a horizontal section through a more advanced larva than the preceding (1.5 mm. long; 50 + somites); showing nephridium of somite IX (fourth definitive), nerve-cord, and body-wall, cut tangentially. Posteriorly the nephridium is fused with the ectoderm; no terminal vesicle is as yet differentiated. Continuity of the nephrostomial lip with the primitive septum, and connection of the latter with the ventral blood-vessel, are visible. The smaller cells at the anterior end of the nephridium form the early nephrostomial epithelium. × 800.

Fig. 39. Sagittal section through nephridium and adjoining body-wall of somite VI (1st definitive nephridium) of a larva of about same stage as last (ca. 45 somites; ca. 1.7 mm. long). Showing continuity of septum with dorsal lip of early nephrostome. The most anterior cells of the nephridium are small and cubical; closely crowded nuclei in the portion of the septum immediately continuous with the dorsal lip probably indicate a stage in the transformation of this portion of the septum into funnel-cells. No differentiated terminal vesicle as yet. Nephridial blood-vessel not yet formed. × 800.

Fig. 40. Cross section through posterior extremity of 1st nephridium (somite VI) of a larva of a more advanced stage than that of Fig. 38 (ca. 2.25 mm.; full number of somites), showing the posterior continuity of nephridium and ectoderm and the presence of excretory granules in the latter. No differentiated terminal vesicle as yet. The terminal region is overarched by a band of muscle-fibres continuous with the longitudinal

fibres of the body-wall. These represent the first appearance of the musculature of the terminal vesicle (compare Figs. 45, 53, 55). × 800.

Fig. 41. Horizontal section through ventral region of somites VII and VIII of a more advanced larva (ca. 3 mm.; full number of somites), showing the origin of the segmental vessels from the ventral blood-vessel, and the relations of one of the vessels to the 2nd nephridium of the right side. × 200.

Plate 25. Arenicola cristata.

Fig. 42. Longitudinal section through the left nephridium of somite VII (2nd definitive nephridium) and adjacent body-wall of the larva of Fig. 41, showing (1) a portion of the nephridial blood-vessel to which is applied a large germ-nucleus; (2) the posterior junction of the nephridium with the ectoderm (corresponding to the early undifferentiated terminal vesicle); and (3) the cubical cells of the early nephrostome with their shorter cilia. The lumen has extended throughout the entire length of the organ and seems to communicate with the exterior; the external opening, however, is very minute. × 800.

Fig. 43. Cross section through the anterior end of the first left definitive nephridium (somite VI) of a larva of about the same stage as Fig. 42, showing the early condition of the septal blood-vessels of this somite, and their relations to the nephridia and to the body-wall. Portions of the primitive septum still remain. × 800.

Fig. 44. Longitudinal section through the anterior part of the 4th nephridium (somite IX) of a larva of a somewhat more advanced stage than Fig. 43 (length ca. 3 mm.). The nephrostome is turned somewhat inward and has been cut in such a way as to show its epithelium in cross section; the figure shows also its relations to the nephrostomial blood-vessel, which runs across its dorsal lip and is in close relation to the transverse band of muscle (*t. m. f.*), which is also attached to this lip and binds it down to the ventral body-wall. A portion of the primitive septum in which the blood-vessel appears is seen at *s.* × 800.

Fig. 45. Cross section through the posterior end of the 1st nephridium (somite VI) of a larva in which the terminal vesicle is beginning to differentiate (length ca. 3.5 mm; full no. of somites). The terminal portion adjoining the ectoderm is thin walled and somewhat dilated. A band of muscle-fibre (derived from the longitudinal layer of the body-wall) extends across the terminal vesicle at its junction with the glandular region proper. Granules in the ectoderm near the terminal vesicle. × 800.

Figs. 46-50. These figures represent successive transverse sections, 7.5 μ thick, through the nephrostome and anterior glandular portion of the first nephridium (somite VI) of a larva of ca. 4 mm. in length. The nephrostome has become well-defined and is composed of a single layer of small cubical ciliated cells; along its dorsal lip runs the nephrostomial blood-vessel. The continuity of this vessel with the nephridial vessel is shown. The relation of the segmental blood-vessel to the transverse muscle-band attached to the dorsal lip is also shown. *l*, vacuolated wandering cells (excretophores?). × 800.

Figs. 51-54. These figures similarly represent four successive sections of the terminal vesicle of the same nephridium. Large deeply staining granules are present in the walls of the vesicle, and in the adjacent ectoderm of the body-wall. × 800.

Fig. 55. Cross section of the terminal vesicle and adjacent glandular region of the 2nd nephridium of the left side (somite VII) of the same larva. The flattened cells of the vesicle with their contained excretory granules are shown. Also the early muscle-band crossing the vesicle at its junction with the glandular region. × 800.

Fig. 56. Cross section through the anterior region of the nephridium of Fig. 55, immediately behind the funnel, showing the nephridial blood-vessel, with well-defined germ-cells (rudimentary ovary or testis) applied to it. × 800.

Note on a Gregarine (*Aggregata inachi*, n. sp.) which may cause the parasitic castration of its host (*Inachus dorsettensis*).

By

Geoffrey Smith,

New College, Oxford.

With plate 26.

1. The effect of the parasite on its host.

The fact that the presence of a parasite may profoundly modify the sexual development of its host was first made known by GIARD, and in a series of papers (see especially **1** and **2**) this author has from time to time notified the wide spread occurence of what he calls "castration parasitaire". It appears from his observations that a number of different parasites belonging to widely different classes of animals can have this effect on their various hosts, so that it is evident that we are dealing with a general process of deep meaning. The castration brought about by these various parasites is found to affect the primary and the secondary sexual characters of the hosts, causing the gonad to be reduced or even totally to disappear in infected individuals, while externally the infected males assume characters proper to the female, and the infected females show a degenerate condition of their secondary sexual characters. No clear case has as yet been adduced of the female assuming distinctively male characters under the influence of parasitic castration.

The degeneration of the gonad may be brought about directly by the parasite attacking this organ, but in the great majority of cases the parasite is situated in a different part of the body to the gonad, and affects this organ indirectly in some unknown manner.

The object of this paragraph is to describe a new instance of parasitic castration brought about by a Gregarine in a species of spider-crab, *Inachus dorsettensis*. The chief interest of this case is that it is the first clear instance of parasitic castration caused by a Sporozoan parasite. GIARD in his list of cases (2) gives *Capitella capitata* as influenced by the presence of the T-shaped gregarine, *Ancorella*, but I can find no other reference to this case in the literature of the subject.

The Gregarine which causes the parasitic castration of *I. dorsettensis* belongs to the genus *Aggregata*. The members of this genus, which have been described by FRENZEL, LÉGER etc. (3, 4, 5 and 6), in the adult or trophozoite stage inhabit the intestine of various Decapod Crustacea, but the encysted stage when spore-formation takes place is passed through in the body cavity of the host, the cysts being attached to the outer surface of the intestine, when they appear as opaque white bodies of a large though varying size (Plate 26, Fig. 1). I have only studied *Aggregata inachi* in the encysted and sporozoite stage: cysts indistinguishable from one another in appearance occur on the intestine of *Inachus scorpio* and *dorsettensis*, but in the former they are never present in great numbers, while in the latter species during the last half of May 1905, more than half the specimens collected contained a great number of cysts.

Inachus dorsettensis is distinguished from its congeners by the following characters (Plate 26, Figs. 2 and 3). The carapace is longer than it is broad: there are present 4 small tubercles on the gastral swelling of the carapace: the other tubercles are large and pointed but not greatly swollen at the base: the chelae of the male are swollen and oval: the legs of the female are shorter than in other species: the colour is light reddish brown.

Now of fifty males examined seven specimens were clearly distinguished by having the flat chelae characteristic of the females, while the abdomen was much broader than is the case in normal males of a corresponding size, thus converging on the female condition (Figs. 4 and 5). In one specimen (Fig. 6) there was present on the under side of the abdomen a pair of swimmerets which are characteristic of the female, these appendages being altogether absent in the normal males (Fig. 7).

On dissecting all these crabs of hermaphrodite appearance, the intestine was found to be covered with the cysts of *Aggregata*

inachi, the body cavity was also full of liberated sporozoites, the haemolymph having a milky appearance due to the crowded presence of these bodies. The testes were in all cases disintegrated, only the vesiculae seminales remaining. Unmodified males were also found to contain the cysts of *Aggregata inachi*, but in none of these males were there large quantities of sporozoites in the haemolymph, so that it appears that the hermaphrodite external characters are assumed by the infected male at the moult which follows the liberation of a large quantity of sporozoites.

It is impossible to prove from the instances before us that the presence of the parasite is the cause of the castration, but that this is the case is certain from the analogy of other instances, a detailed analysis of which I hope to furnish in a forthcoming work on the *Rhizocephala*.

With regard to the effect of this parasite on the female I am unable to furnish any facts, owing to the rarity of the female in general.

2. Life history of Aggregata inachi.

It will be remembered that the Aggregatidae together with the Porosporidae form a separate sub-tribe Gymnosporea, distinguished from all other Gregarines by the fact that the ripe cyst contains naked sporozoites which are not invested in special sporocysts but are irregularly grouped round residual masses of nutritive matter. The mature cysts of the Gymnosporea thus come to have an extraordinary resemblance to the cysts of the Malarial parasite found in the Mosquito. This resemblance is brought out in Fig. 12, Plate 26.

In the adult trophozoite stage, however, the Gymnosporea are typical septate Gregarines, as there seems to be no doubt that observers are correct who associate the septate Gregarines found in the gut of the Crustacea with the coelomic cysts situated on the outer surface of the gut in the body cavity.

The life history of these Gregarines is exceedingly obscure: nothing is known of the means of infection or whether the sporozoites are taken up by an intermediate host before infecting another crab, though this appears highly probable from the observations of Frenzel (3) that the parasites seem to be absent from the crabs at certain times of the year.

The question to the solution of which I wish to contribute some fairly definite evidence relates to the occurrence or non-occurrence

of conjugation in these forms. The examination of numerous cysts at different stages in development makes it apparent that a conjugation of the kind described by Cuénot for *Monocystis* and which with variations is held to be typical of the Gregarines in general, does not occur. Each cyst, whatever may be its size, at the beginning of development is found to contain a single nucleus, the chromatin of which is aggregated into a central reticular mass (Fig. 8). Before dividing it gets rid of the greater part of its chromatic substance and the nucleus loses its staining reaction with alum-haematoxylin (Fig. 9); it then proceeds to divide and forms a ring of nuclei round the periphery of the cyst (Fig. 10), which at first do not stain with nuclear dyes, but as they go on increasing in number they regain their staining properties. When a complete investment of small nuclei is formed round the cyst, invagination occurs at various points (Fig. 11), and in this manner rings of nuclei are formed within the cyst surrounding islets of residual matter. From these rings the sporozoites are formed (Fig. 12), and by the rupture of the cyst are set free in the body cavity of the crab. The sporozoites, while in the cyst, differ from those that have been set free in the body cavity in shape and in the form of the nuclear matter (Figs. 13a and b).

There is no trace in this history of the occurrence of conjugation, nor are two nuclei ever found together in one cyst at the beginning of development. It is clear therefore that if conjugation does occur at all in the life history it must take place at some different period to that which is usual for Gregarines. I have noticed among the sporozoites found free in the body cavity of the crab a tendency to fuse and to form associations (Fig. 13c) but of any definite process of conjugation at this stage I can obtain no evidence.

Literature.

1. **A. Giard**, La Castration parasitaire. in: Bull. Sc. Dép. Nord (2) 10. Année 1887 pag. 1.
2. **A. Giard**, La Castration parasitaire. Nouvelles recherches. ibid. (2) 11. Année 1888 pag. 12.

For Aggregatidae.

3. **J. Frenzel**, Über einige in Seethieren lebende Gregarinen. in: Arch. Mikr. Anat. 24. Bd. 1885 pag. 545.
4. **A. Labbé**, Das Thierreich. Sporozoa. Berlin 1899.
5. **L. Léger**, Sur une nouvelle Grégarine. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 132 1901 pag. 1343.
6. **L. Léger & O. Duboscq**, *Aggregata ragans*. in: Arch. Z. Expér. (4) Tome 1 1903 Notes pag. 147.

Explanation of Plate 26.

Fig. 1. Mid-gut of *Inachus dorsettensis* with cysts of *Aggregata inachi*. × 40.
Fig. 2. Male of *I. dorsettensis*. Ventral view. Nat. size.
Fig. 3. Female of *I. dorsettensis*. Dorsal view. Nat. size.
Figs. 4 and 5. Infected males of *I. dorsettensis*, showing parasitic castration. Nat. size.
Fig. 6. Abdomen of infected male. × 4.
Fig. 7. Abdomen of normal male. × 4.
Figs. 8, 9, 10, 11, 12. Stages in development of *Aggregata inachi*. × 350.
Fig. 13. Sporozoites of *A. inachi*. 13a sporozoites in cyst. 13b free sporozoites. 13c associated sporozoites. × 1300.

In unserem Verlage ist soeben erschienen:

Das Tierreich

Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen

Begründet von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Im Auftrage der

Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin

herausgegeben von

Franz Eilhard Schulze.

22. Lieferung (**Lepidoptera**).

Heliconiidae

bearbeitet von

H. Stichel und **H. Riffarth.**

XV und 290 Seiten groß-Lexikon-Oktav mit 50 Abbildungen.
Einzelpreis 18 Mark (für die Subskribenten 14 Mark).

In Kürze erscheint:

21. Lieferung (**Crustacea**).

Amphipoda I, bearbeitet von **T. R. R. Stebbing.**

Prospekte und Verzeichnis der erschienenen Lieferungen stehen zur Verfügung.

In unserem Verlage ist 1901 erschienen:

Grundzüge
der
Mikroskopischen Technik
für
Zoologen und Anatomen.

von

A. B. Lee in Genf und **Paul Mayer** in Neapel.

Zweite Auflage.

Ein Band von VIII und 513 Seiten in Oktav.
Preis broschiert 15 Mark, in Leinwand gebunden 16 Mark.

Aus dem Vorwort zur 2. Auflage:

Bereits nach reichlich drei Jahren ist es uns vergönnt, mit einer neuen Auflage vor das Publikum zu treten. Ich habe diese Gelegenheit zunächst nach besten Kräften dazu benutzt, allerlei Mängel der früheren Auflage zu verbessern, Fehler in den Zahlenangaben der Vorschriften oder der Zitate, wie sie sich nur allzu leicht einschleichen, auszumerzen, und nahezu alle Zitate selber zu kontrollieren. Ferner bringe ich als neu einen Überblick über die Methoden der plastischen Rekonstruktion und der sogenannten physiologischen Injektionen. Stark verändert sind die Kapitel über Fixier- und Härtemittel und die Teerfarbstoffe. Die früheren Kapitel 4 (Fixiermittel) und 5 (Härtemittel) hat bereits Lee in der 5. Auflage seines Vade-Mecum (1900) zusammengezogen, und ich bin nun bemüht gewesen, die nicht gerade leichte Materie noch besser zu ordnen und übersichtlicher zu gestalten. Die Kapitel 14 und 16 (Teerfarbstoffe für Kern und für Plasma) sind ebenfalls von mir ziemlich stark abgeändert worden. Zwar hat durch die Berücksichtigung der neuesten oft sehr subtilen Methoden, deren Zahl noch stetig wächst, ohne daß dafür ebensoviele ältere unterdrückt werden könnten, sowie durch die Beschreibung mancher fast elementarer Handgriffe, die schon der Vollständigkeit halber nicht länger fehlen durften, der Umfang des Buches um mehr als zwei Bogen zugenommen; indessen ist dank dem Entgegenkommen der Verlagsfirma der Preis unverändert geblieben.

Neapel, Zoologische Station. Paul Mayer.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrg. 1. Année	1.	**Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen — Épuisé.)
	2.	**Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3.	**Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M* — 75 Fr.
	4.	**Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5.	**Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M* — 31,25 Fr.
	6.	**Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	7.	**Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	8.	**Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M* — 7,50 Fr.
	9.	**Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M* — 100 Fr.
4. 5.	10.	**Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	11.	**Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
	12.	**Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M* — 50 Fr.
6.	13.	**Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
7. 8.	14.	**Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	15.	**Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	16.	**Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
9.	17.	**Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M* — 30 Fr.
	18.	**Enteropneusten,** v. J. W. Spengel. 1893. 756 S. m. 37 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
10—12.	19.	**Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M* — 187,50 Fr.
	20.	**Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
13.	21.	**Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
14—16.	22.	**Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
	23.	**Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
17.	24.	**Scesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
18.19.	25.	**Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. 80 *M* — 100 Fr.
	26.	**Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1900. 776 Seiten mit 24 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
20.	27.	**Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: **Ichthyotomus,** von H. Eisig.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 *M*.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

Preisermässigung: Die Monographien 5 bis 27 werden bis auf Weiteres für die Hälfte der angezeigten Preise geliefert.

Réduction de prix: Jusqu'à nouvel avis les monographies 5 à 27 seront fournies pour la moitié des prix indiqués.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592	Seiten	mit	18	Tafeln	29 *M*	Die Bände I—IX zusammen 441 *M* = 551,25 Fr.					
II.	1880—81.	530	»	»	20	»	29 *M*	X.	1891—93.	680	Seiten	mit	40 Tafeln. 76 *M*
III.	1881—82.	602	»	»	26	»	41 *M*	XI.	1893—95.	694	»	»	24 » 58 *M*
IV.	1883.	522	»	»	40	»	59 *M*	XII.	1895—97.	772	»	»	34 » 72 *M*
V.	1884.	580	»	»	32	»	56 *M*	XIII	1898—99.	773	»	»	13 » 43 *M*
VI.	1885—86.	756	»	»	33	»	58 *M*	XIV.	1900—01.	629	»	»	18 » 44 *M*
VII.	1886—87.	748	»	»	27	»	56 *M*	XV.	1902	683	»	»	30 » 65 *M*
VIII.	1888.	602	»	»	25	»	55 *M*	XVI.	1903—04.	588	»	»	22 » 47 *M*
IX.	1889—91.	676	»	»	25	»	58 *M*	XVII. 1-2, 1904. Seite 1—294			»	»	16 » 30 *M*

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

Zoolog. Jahresber. f. 1879.	Pr. 32 *M*.	40,— Fr.	Zoolog. Jahresber. f. 1884. Pr. 36 *M*. 45 Fr.
» » » 1880.	» 31 *M*.	38,75 Fr.	» » » 1885. » 36 *M*. 45 Fr.
» » » 1881.	» 31 *M*.	38,75 Fr.	Zoolog. Jahresber. für 1886—1904, Preis jedes Jahrg. (Bandes) 24 *M*. Chaque année 30 Fr.
» » » 1882.	» 32 *M*.	40.— Fr.	
» » » 1883.	» 34 *M*.	42,50 Fr.	

Autoren- und Sachregister zu den Berichten für 1886—1890. Preis 16 *M* — 20 Fr.

Autorenregister zu den Berichten für 1891—1900. Preis 12 *M* — 15 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M*. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

JUN 27 1906

7098

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

17. BAND.

4. HEFT.

MIT 7 TAFELN UND 2 FIGUREN IM TEXT.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1906.

Ausgegeben den 12. Juni 1906.

Inhalt.

Seite

Calman, W. T., The Cumacea of the Puritan Expedition. (With Plates 27 and 28.) 411

Stschelkanowzew, J., Die Entwickelung von *Cunina proboscidea* Metschn. (Mit Taf. 29 und 30.) 433

Shearer, Cresswell, Studies on the Development of Larval Nephridia. Part I. *Phoronis*. (With Plates 31—33.) 487

Pierantoni, Umberto, Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. (Con due figure nel testo.) 515

Schücking, A., Einige biologische Beobachtungen und zur Abwehr 524

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

R. Friedländer & Sohn in Berlin N.W. 6.

Aus dem Nachlasse des Verfassers erwarben wir die (nur noch geringen) Vorräthe des folgenden, wenig bekannt gewordenen Werkes:

O. G. COSTA

Microdoride Mediterranea

o Descrizione de' poco ben conosciuti od affatto ignoti
Viventi minuti e microscopici
del Mediterraneo.
Tomo I. (il solo pubblicato.)
Napoli 1861. 8. XVIII e 80 pag. con 13 tavole.

Ermäßigter Preis 6 Mark.

Beschreibung und Abbildung neuer Arten von thierischen Microorganismen aus der Tiefseefauna des Mittelmeeres. Nur dieser erste Band ist erschienen, welcher enthält: Molluschi, Gasteropodi (Vermetus) con 2 tavole, (Muricidi) con 3 tavole. — Malacostraci: Picnogonidi con 3 tavole, Cirropedi con 1 tavola. — Anellidi erranti con 2 tavole, Anell. sedentari (tubicoli) con 1 tavola. — Foraminiferi (Lingulina, Marginulina, Buccinina) con 3 tavole.

Ferner sind von uns zu beziehen:

G. BELLONCI

Morfologia del Sistema Nervoso Centrale della Squilla Mantis.
in-8. gr. con 7 tavole colorate. 1878.
Preis 8 Mark.

Nuove ricerche sulla struttura del Ganglio Ottico della Squilla Mantis.
4. con 2 tavole. 1882.
Preis 3 Mark.

Sistema nervoso e Organi dei Sensi dello Sphaeroma serratum.
4. con 3 tavole colorate. 1881.
Preis Mark 2.50.

Sars, G. O., Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Tome I. (le seul publié): **Malacostracés.** 1867. 1 volume in-4. de 146 pg. avec 10 planches gravées. (Prix de publ.: 15 Mark.) **Ermässigter Preis 8 Mark.**

Schlödte, J. C., et Meinert, F., De Cirolanis Aegas simulantibus. 1879. in -8. maj. c 3 tabulis aën. **Preis 3 Mark**

— — **Symbolae ad monographiam Cymothoarum, Crustaceorum Isopodum familiae.** 4 partes 1879—84. 592 pg. in-8. maj. cum 36 tabulis aën. **Preis 24 Mark**

The Cumacea of the Puritan Expedition.

By

W. T. Calman, D. Sc.
British Museum (Natural History).

With plates 27 and 28.

The Cumacea dealt with in this paper were collected by the late Herr F. A. Krupp during the cruise of his yacht Puritan in the neighbourhood of Capri in 1902, and were entrusted to me for examination by the kindness of Dr. Anton Dohrn.

The collections obtained by the Puritan have already formed the subject of a paper by Dr. Lo Bianco (Mitth. Stat. Neapel 1903 16. Bd. pp. 109—278 Taf. 7—9), in which a number of Cumacea are recorded. Of the nineteen species which are there named, some, I understand, were identified by Prof. G. O. Sars and some by Dr. Lo Bianco himself. Certain of the specimens sent to me were accompanied by labels in the handwriting of Prof. Sars and it need hardly be said that I have found no reason to dispute the correctness of the identifications. On the other hand there are on Dr. Lo Bianco's list the following six species of which I can discover no specimens in the collection sent to me:

Leucon nasica Kröyer, *L. fulvus* G. O. Sars, *Campylaspis horrida* G. O. Sars, *C. undata* G. O. Sars, *C. costata* G. O. Sars, *Diastylis spinulosa* Heller.

It is to be regretted that the authority for the identification of these species was not given as some doubt must remain as to their occurrence in the Mediterranean[1].

I have recently reported on a large collection of Cumacea from the West of Ireland (Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905)) and it is of interest to compare the results with those set forth in the present paper.

[1] It need hardly be pointed out that *Diastylis serrata* and *Diastyloides serrata* of Dr. Lo Bianco's list (l. c. p. 256) are one and the same species.

Species obtained by the Puritan near Capri. Depth 100—1200 metres.	Species obtained by the Helga off the West of Ireland. Depth 50-382 fath. (about 90-700 metres).
Cyclaspis longicaudata	*Cyclaspis longicaudata.*
	Cyclaspoides Sarsi.
	Vauntompsonia cristata.
Bathycuma brevirostris	*Bathycuma brevirostris.*
Leucon pallidus	*Leucon pallidus.*
- *longirostris.*	
- *siphonatus*	*Leucon siphonatus.*
	Eudorella truncatula.
	- *hispida.*
	Cumella pygmæa.
	- *gracillima.*
Cumella sp.	
Nannastacus unguiculatus . . .	*Nannastacus unguiculatus.*
- *longirostris.*	
Cumellopsis puritani n. sp.	
	Cumellopsis helgæ.
	Platycuma holti.
Procampylaspis armata	*Procampylaspis armata.*
- *bonnieri* n. sp.	
Campylaspis glabra	*Campylaspis glabra.*
	- *nitens.*
- *verrucosa*	- *verrucosa.*
- *sulcata*	- *sulcata.*
	- *rostrata.*
- *macrophthalma.*	
- *vitrea* n. sp.	
- *spinosa* n. sp.	
	Ceratocuma horrida.
	Hemilamprops rosea.
	- *uniplicata.*
Hemilamprops cristata	- *cristata.*
Platyaspis typica	*Platyaspis typica.*
	- *orbicularis.*
	Diastylis cornuta.
	- *Josephinæ.*
	- *echinata.*

Species obtained by the Puritan near Capri. Depth 100-1200 metres.	Species obtained by the Helga off the West of Ireland. Depth 50-382 fath. (about 90-700 metres).
Diastylis insignis	*Diastylis insignis.*
- *capreensis* n. sp.	
	- *tubulicauda.*
Diastyloides serrata	*Diastyloides serrata.*
	- *biplicata.*
- sp.	
Leptostylis macrura	*Leptostylis macrura.*
	- *longimana.*
Diastylopsis sp.	*Diastylopsis* sp.

It will be seen from this table that, of the 25 species recorded from depths exceeding 100 metres in the Mediterranean, 15 occur at corresponding depths off the West of Ireland. There is little doubt that further collecting will add considerably to the number of species common to both regions. At the same time the amount of collecting which has been done off the Irish coast is sufficient to make it probable that no very common and generally distributed species has been overlooked. It is for this reason that I would attach special importance to the cases of species occurring in the Mediterranean which have not been taken off the Irish coast. Of these, *Leucon longirostris*, which is one of the most abundant species in the present collection, has previously been recorded from off the coast of Portugal and from the entrance to Davis Straits. It has not been found hitherto, however, at depths less than 500 fathoms (about 900 metres) and as the Helga collections examined by me did not extend below 400 fathoms it is possible that its special habitat had not been reached. Apart from this and from the new species, which may be found hereafter to have a wider distribution, the only species occurring in the Puritan but not in the Helga collections are *Nannastacus longirostris* and *Campylaspis macrophthalma*. Neither of these has hitherto been found elsewhere than in the Mediterranean. Both were obtained in comparatively shallow water (100—200 metres) and it is quite probable that they have a less extensive range than have the species from deeper water.

The types of the new species described in this paper have been presented by Dr. Anton Dohrn to the British Museum (Natural History).

Family **Bodotriidae.**

Cyclaspis longicaudata G. O. Sars.

C. longicaudata, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1899 p. 16, pls. 7 and 8.

No specimens from station 8 were in the collection sent to me. Dr. Lo Bianco however records young specimens from this station, the depth of which, 120 metres, is considerably less than any hitherto recorded for the species. The specimens of both sexes are all immature.

Occurrence. — Stations [8] 17, 18, 23, 26, 39, 44. Depth 120—1100 metres.

Family **Vauntompsoniidae.**

Bathycuma brevirostris (Norman).

Leucon brevirostris, Norman, Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 3 1879 p. 71.

Vaunthompsonia cacca, Bonnier, Ann. Univ. Lyon Tome 26 1896, p. 536, pl. 28 fig. 3.

Bathycuma brevirostris, Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 18.

All the specimens are immature. The largest, a female, measures a little over 8 mm. in length.

Occurrence. — Stations 17, 18, 26, 39, 44. Depth 950—1100 metres.

Family **Leuconidae.**

Leucon pallidus G. O. Sars.

L. pallidus, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 33 pl. 25; Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 19.

Four immature specimens agreeing with those from the West of Ireland which I have referred to this species.

Occurrence. — Station 29. Depth 100 metres.

Leucon longirostris G. O. Sars (Pl. 27, figs. 1—8).

L. longirostris, G. O. Sars, Svenska Vet. Akad. Handl. 9. Bd. 1871 No. 13 p. 42 fig. 75. Norman, Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 3 1879 p. 69.

Description of sub-adult female (fig. 1). Total length 5,7 mm.

Carapace (including pseudo-rostrum) about $3^1/_2$ times in total length, the dorsal crest horizontal posteriorly, strongly curved downwards in front and armed in its anterior two-thirds with about seven stout curved teeth, well separated and diminishing in size posteriorly. Pseudorostrum (fig. 2) more than $^1/_3$ of total length of carapace, straight, tapering to an acute point and directed slightly upwards. The lower margin bears two or three more or less distinct teeth near the base. Antero-lateral margin nearly straight with a narrow but deep antennal notch above which bears three or four stout teeth. Antero-lateral angle not produced but bearing a strong tooth, followed by a series of successively diminishing teeth on the lower margin. The pleural plate of the penultimate thoracic somite is produced into a sharp curved tooth posteriorly, and there is a pair of curved teeth on the sternal surface of the last thoracic somite (not one as stated by Norman) a little in front of the insertion of the last pair of legs (fig. 3). The abdomen is about equal in length to the cephalothoracic region.

The antennules (fig. 4) have the outer flagellum composed of three segments, the first equal in length to the last segment of the peduncle and the terminal one very small. The inner flagellum is unsegmented and is equal in length to the first segment of the outer. It bears several long and rather stout setæ at the tip.

There is a row of strong teeth on the lower surface of the basis of the first legs. Uropods (fig. 5) a little shorter than the last two somites together, the peduncle longer by one quarter than the last somite, carrying about five spines on its inner edge. Endopod one-third longer than the peduncle, the proximal segment more than three times as long as the distal. Fifteen spines on inner edge of proximal and five on distal segment besides the stout terminal spine. One long and several short setæ on outer margin. Exopod a little longer than first segment of endopod, bearing setæ on both margins and a group on the apex.

Adult male (fig. 6). Total length 6,0 mm. Carapace $^1/_4$ of total length, the dorsal crest unarmed. Pseudorostrum (fig. 7) $^1/_5$ of total length of carapace, horizontal and obliquely truncate. The lower angle bears one or two teeth. Antero-lateral margin straight and vertical, without antennal notch, with two teeth above near base of pseudorostrum. Tooth on antero-lateral angle followed by a series of serrations on anterior part of lower margin.

The pleural plate of the penultimate thoracic somite is not

produced posteriorly, but the sternal surface of the last somite bears two curved teeth as in the female. The outer flagellum of the antennules is composed of four segments. As in the female the inner flagellum is equal in length to the first segment of the outer.

Uropods (fig. 8) considerably longer than the last two somites together, peduncle about one-third longer than the last somite with about nine long spines and setæ on its inner edge. Endopod nearly one-half longer than peduncle, the proximal segment four times as long as the distal. There are very numerous spines of varying length on the inner edge and a few on the outer edge. Exopod not quite as long as the first segment of endopod.

Remarks. — This species was described by Sars from a fragmentary and immature male specimen. Norman added some details from a female specimen, probably also immature. The females and young in the present collection resemble closely Sars' very characteristic figure and some of the specimens sent to me bore labels in Prof. Sars' handwriting. There can, therefore, be no question as to the identification, although Sars' description of the inner ramus of the antennule as "rudimentær og knudeformig" is at variance with the characters of the specimens examined by me.

Occurrence. — Stations 17, 18, 26, 30, 39, 44, 57. Depth 950—1200 metres.

Distribution. — Off coast of Portugal, 550 fathoms (Sars); at entrance of Davis Straits, 1750 fathoms (Norman).

Leucon siphonatus Calman (Pl. 27 fig. 9).

L. siphonatus, Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 19, pl. 1 figg. 2—4.

This species, which was described from a single immature female obtained off the West of Ireland, is represented by a number of specimens including adults of both sexes in the present collection. Unfortunately nearly all the specimens are in poor condition and I am therefore unable to add much of importance to the description already given. The Mediterranean specimens are much smaller than that from Ireland. A female with brood-pouch well developed measures only 2.7 mm., while the type-specimen, though immature, is 3.85 mm. in length. The structural differences however are so slight that there can hardly be any hesitation in referring them to the same species. The Naples specimens have generally two teeth in place of one on the dorsal edge of the carapace close to the base

of the pseudorostrum, the teeth on the anterior margin, above the antennal notch, are longer than in the type-specimen, and those on the lower edge of the pseudorostrum are apparently not always present. The most important difference, however, is in the proportions of the antennule. In the younger specimens this appendage agrees fairly well with the figure and description already given. In those approaching maturity, however, and in the adult female (fig. 9) it is much more slender, with the last segment of the peduncle longer by about $^1/_3$ than the preceding and a little longer than the external flagellum. The branchial siphon is in some cases protruded to a greater length than in the type-specimen, sometimes to considerably more than the length of the carapace. At the tip of the endopod of the uropods what was described as a "long slender spine" is in reality a stout, plumose seta and, in addition to the spine at the base of this seta, the distal segment of the endopod has three spines on its inner edge.

The adult male specimens are unfortunately fragmentary. No teeth appear on the dorsal edge of the carapace nor on the lower edge of the pseudorostrum. Save for the absence of the antennal notch, the armature of the antero-lateral margin of the carapace seems not to differ greatly from that of the female.

In referring to *L. tenuirostris*, Sars, as the only species agreeing with the present one in having a large inner ramus on the antennule, I overlooked Zimmer's *L. septemdentatus* (Hamburger Magalhaensische Sammelreise, Cumacea 1902 p. 3) which however is distinguished by the widely open antennal notch and other characters. As has been shown above *L. longirostris* Sars must now be added to the same group of species.

Occurrence. — Stations 8, 17, 18, 26, 29, 44. Depth 100—1100 metres.

Family **Nannastacidae.**

Cumella sp.

Two female specimens which, though nearly or fully adult measure only about 1,75 mm. in total length, occurred at Station 29. They appear to differ in certain characters from all the described species of the genus, but as neither of them is in a very good state of preservation I have not thought it advisable to attempt to diagnose the species.

Occurrence. — Station 29. Depth 100 metres.

Nannastacus unguiculatus Spence Bate.

N. unguiculatus, G. O. Sars, Arch. Math. Nat. 4. Bd. 1879 p. 109, pls. 55—57.

Four female specimens are referred to this species, but as they are extremely dirty and otherwise in poor condition their exact agreement in all details with each other or with the published descriptions cannot be asserted. One of them at least has the spines on the surface of the carapace more numerous and longer and all of them have the antero-lateral angle less produced than in Sars' figure.

Occurrence. — Station 25. Depth 200 metres.

Nannastacus longirostris G. O. Sars.

N. longirostris, G. O. Sars, Arch. Math. Nat. 4. Bd. 1879 p. 119, pls. 58, 59.

A single male specimen of this peculiar species was obtained. It agrees well with Sars' figures in almost all characters visible without dissection but the antennules are considerably longer and more slender.

Occurrence. — Station 29. Depth 100 metres.

Distribution. — Spezia, 6—10 fathoms (Sars).

Cumellopsis Puritani n. sp. (pl. 27 figs. 10—12).

Five specimens in the present collection resemble very closely the species which I have described under the name *C. helgæ* (Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 28) but present differences which seem to forbid, for the present, their identification with that species. The type specimens of *C. helgæ* are an adult female and an immature male, while the present form is represented by adult and immature males. Comparing the immature specimens of the two the following are the chief differences to be observed. The size of the Mediterranean specimens is much less, the largest immature male measuring 2.7 mm. against 4.7 mm. in the Irish specimens and the adult male (fig. 10) about 3.6 mm. while the sub-adult female formerly described measures 5.8 mm. The longitudinal depression on the side of the carapace is bounded below by a sharply marked ridge or fold which is conspicuous even in the youngest specimens. In the type-specimens of *C. helgæ* this ridge is represented by a low rounded swelling which only at its anterior

end, close to the antero-lateral corner, becomes sharply defined. The antennal notch is more widely open than in the specimen formerly figured but this is doubtless a sexual character. The antero-lateral angle is less acute in the present specimens, but this character also varies with age and sex and is moreover subject to great apparent alteration with a slight change in the position in which the specimen is viewed. The antennules, antennæ and legs are all a little more slender than in the immature male from which these appendages were figured. The antennal flagella are not complete in any of the specimens but their appearance suggests that they do not attain the length of the body. The sides of the abdominal somites are not grooved for their reception. The uropods (fig. 12) have the peduncle shorter and the rami longer than in the Irish specimens. Thus while in immature males of both forms the uropods are longer by about $^1/_6$ than the last two somites together, in the Mediterranean specimen the endopod is nearly equal to the peduncle (24 : 27) but in the Irish specimen it is not $^2/_3$ of that length (16 : 27). In the adult male the endopod is nearly $^3/_4$ of the length of the peduncle. In the shape and proportions of the segments of the other appendages no noteworthy differences from the types of *C. helgæ* appear to exist.

Occurrence. — Station 17, 18, 39, 44. Depth 950—1100 metres.

Procampylaspis.

This genus was founded by Bonnier for the reception of two forms which he regarded as distinct species, *P. armata* and *P. echinata.* I have already suggested (Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 [1905] p. 33) that these two species must be united, the first being described from a young male and the second from an adult male specimen. A new species occurs in the present collection and is described below.

Procampylaspis armata Bonnier (pl. 27 figs. 13—20).

P. armata, Bonnier, Ann. Univ. Lyon Tome 26 1896, Campagne du Caudan p. 541 pl. 29 fig. 1 [Immature ♂].

P. echinata, Bonnier, l. c. p. 544, pl. 29 fig. 2 [Adult ♂].

Description of immature female (figs. 13, 14). Total length 3.5 mm.

Carapace over $^2/_5$ of the total length, slightly compressed, oval in outline as seen from above. Seen from the side the dorsal outline is moderately arched and the short pseudorostrum is sharply turned upwards and nearly vertically truncated. The antennal notch is small but distinct and the antero-lateral corner is produced into a small blunt tooth, not broadly rounded as in Bonnier's figure. The dorsal surface is not keeled but immediately behind the middle of its length it bears a strong median tooth.

There is no eye but a narrow ocular lobe with parallel sides extends nearly to the end of the pseudorostrum. Seen from the side it is elevated above the dorsal outline towards the tip where it carries a pair of small tubercles.

The carapace is rather thin and transparent, with a faintly marked vermiculate texture.

The first leg-bearing somite is completely exposed. On the dorsal surface its posterior edge is raised into a transverse lamina produced and curving forwards in the middle line where it forms a bifid tooth overlapping the hind margin of the carapace. The second somite is produced into a similar tooth not so prominent and not curved forwards. The pleural plates of the thoracic somites are unarmed, except for a few small granules. The last two somites are granular on the dorsal surface.

The abdominal somites are all, except the last, beset with granules, especially on the dorsal and ventral surfaces. The penultimate somite (fig. 14) is hardly inflated anteriorly. The peduncle of the uropods (fig. 14) is about equal in length to the last two somites together and is twice the length of the endopod. The latter bears three rather long spines on its inner edge and a strong terminal spine with a small spinule external to its base. The exopod is shorter than the endopod and has a long and slender terminal spine.

Adult female. Only a single ovigerous female is in the collection and it is in a condition too bad for description or figuring. The somites of the abdomen however differ from those in immature specimens in being nearly smooth.

Adult male (figs. 16, 17) total length 4 mm.

Carapace a little less than $^2/_5$ of the total length, less deep than in the female. The antennal notch is shallow and widely open and the antero-lateral corner is hardly produced. The median dorsal tooth is much less prominent than in the female, and in

addition to it there is on the dorsal surface near the hind margin of the carapace a pair of small teeth. On each side of the carapace, a little way above the lower edge a row of about six teeth runs forward from the hind margin for about $^1/_4$ of the length of the carapace. The ocular lobe (fig. 18) resembles that of the female. The texture of the carapace is coarsely cellular, as figured by Bonnier in *P. echinata*. The first and second leg-bearing somites are not produced into dorsal teeth as they are in the female but there is a pair of tubercles on the dorsal surface of each of the somites from the second to the fifth. The pleural plates of the last four somites are expanded and each is armed with a marginal row of spiniform teeth.

The first five abdominal somites are granulated on the dorsal surface, the granules becoming spiniform laterally where a very distinct row above and a less distinct one below define on each somite a lateral groove apparently for the reception of the antennal flagellum. The last segment of the antennal peduncle (fig. 19) is nearly twice as long as the preceding.

The peduncle of the uropods (fig. 20) is longer by nearly $^1/_2$ than the last two somites together and has on its inner edge a series of plumose setæ increasing in length towards the distal end. The endopod is a little less than half the length of the peduncle with eight spines on its inner edge. The terminal spine is slender. The exopod is shorter than the endopod.

Young males agree in general characters with the female described above. The carapace shows a fine vermiculate texture.

Remarks. — The females and young males described above agree with Bonnier's figures and description of his *P. armata* with sufficient closeness to leave little doubt of their identity with his species. That the adult males belong to the same species is almost certain, and their identification with Bonnier's *P. echinata* is highly probable, though there are some important differences from Bonnier's account. He describes the surface of the carapace as presenting "ni poils ni épine d'aucune sorte" and he figures the upper surface without any trace of an ocular lobe. In view of the great difficulty of observing such characters in specimens coated as they often are with mud I think the differences may be neglected at least until specimens agreeing more closely with Bonnier's account are discovered. The case is somewhat complicated however by the aberrant characters of the specimens from the West of Ireland which I have

referred to this species (Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 [1905] p. 33). The Irish specimens are smaller in size and the texture of the carapace in adults and young of both sexes is coarsely "cellular" as in the adult males described above. The median dorsal spine in all the specimens which have preserved it unbroken is bifid at the tip while in the few perfect Mediterranean specimens it is simple. I can observe no other differences, but the Irish specimens are coated with mud and not in a favourable state for examination. For the present they may be referred to the same species.

Occurrence. — Stations 18, 25, 26, 39, 44, 57. Depth 200—1100 metres.

Procampylaspis Bonnieri n. sp. (pl. 27 fig. 21—27).

Description of adult Female (fig. 21 and 22), total length 2.3 mm.

Carapace a little more than $^2/_5$ of total length, inflated, narrowed in front as seen from above. Seen from the side the dorsal outline is moderately arched, with a slight depression near the posterior end. The pseudorostrum is a little longer and more acute than in *P. armata*. The antero-lateral corner is serrated with three or four fine teeth. There are no teeth or spines on the surface of the carapace. There is no distinct ocular lobe. The cephalic lobe is produced into a small triangular median process in front of which the lateral plates meet for the whole length of the pseudorostrum.

The first and second leg-bearing somites are produced dorsally into bifid laminar teeth like those of *P. armata*, that of the second somite however being curved forwards like the first. The pleural plates of the thoracic somites are expanded, rounded and unarmed.

The abdominal somites are smooth. The penultimate somite (fig. 23) is widest at about its anterior third, narrowing in front and behind.

The peduncle of the uropods (fig. 23) is equal in length to the last two somites together and is $1^1/_2$ times as long as the endopod. The latter bears three spines on its inner edge and the terminal spine is long and curved. The exopod is little more than $^3/_4$ the length of the endopod.

Adult male (figs. 24 and 25), total length 2.3 mm. Resembling in general form the male of *P. armata*. The posterior part of the

dorsal surface of the carapace is occupied by a group of rather large curved spines (about 10) not quite symmetrically arranged on each side of the middle line. On each side a little way above the lower margin of the carapace a closely set row of spines extends from the antero-lateral corner to the hind margin. There are a pair of small spines at the tip of the pseudorostrum above. There is no ocular lobe except for a very small pointed median process on the front of the cephalic lobe.

The texture of the carapace is coarsely cellular.

There is a pair of dorsal spines on each of the last three thoracic somites. The pleural plates of the last four somites are expanded and armed with marginal teeth. The abdominal somites are smooth and each of the first four bears near the anterior end a pair of straight spines sloping forwards on the dorsal surface and a pair of small sharp spines on each side. The outline of the fifth (fig. 27) somite is similar to that of the female. The last two segments of the antennal peduncle (fig. 26) are subequal in length.

The peduncle of the uropods (fig. 27) is equal to or a very little longer than the last two somites together and has a series of short setæ on its inner edge. The endopod is $^2/_3$ of the length of the peduncle and has six spines on its inner edge. The exopod is about $^4/_5$ of the length of the endopod. Young specimens of both sexes agree in general characters with the female.

Remarks. — This species is distinguished from the preceding in both sexes by the absence of the ocular lobe, by the slight but characteristic and constant difference in the outline of the penultimate somite and by the relatively longer rami of the uropods. In the female the absence of the dorsal spine of the carapace and in the male the different armature of the carapace and abdomen are well marked distinctive features. The appendages agree, except in some trifling details, with those of *P. armata*.

Occurrence. — Stations 17, 18, 26, 30, 39, 44. Depth 950—1200 metres.

Campylaspis glabra G. O. Sars.

C. glabra, G. O. Sars, Arch. Math. Nat. 4. Bd. 1879 p. 77, pls. 44—47; id. Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 86, pl. 58.

The specimens referred to this species are, for the most part, immature. Even nearly adult specimens however are smaller than the Mediterranean specimens recorded by Prof. Sars, a female with

developing brood pouch measuring 2.25 mm. and an apparently adult male 3.0 mm. in total length.

Occurring. — Stations 8, 25, 29, 39. Depth 100—1100 metres.

Campylaspis verrucosa G. O. Sars.

C. verrucosa, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 90, pl. 63; Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 35.

Among numerous small and immature specimens resembling closely those which I have recorded from the West of Ireland were two females with developed brood-pouch (one of them identified by Prof. Sars) and an apparently adult male. The larger of the two females is not quite 4.5 mm. in total length and the male is a little smaller. Sars gives the length of Norwegian specimens as 5.5 mm. for females and 6.5 for males.

Occurrence. — Stations 17, 18, 25, 26, 30, 39, 44. Depth 200—1200 metres.

Campylaspis sulcata G. O. Sars.

C. sulcata, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 86, pl. 59.

Occurrence. — Stations [9 and] 25. Depth 130—200 metres.

Campylaspis macrophthalma G. O. Sars.

C. macrophthalma, G. O. Sars, Arch. Math. Nat. 4. Bd. 1879 p. 87, pls. 48, 49.

A young female specimen was identified by Prof. Sars, and it agrees well with his figure and description quoted above. There is, on the anterior part of the carapace, external to the fronto-lateral suture, and just above the transverse ridge connecting the lateral keels, a very distinct tubercle hardly indicated by Prof. Sars, and the posterior ends of the upper keels do not turn forward as they seem to do in his figure.

The single male specimen which I suppose to belong to this species is in bad condition and therefore I do not attempt to figure it. It resembles rather closely Sars' figure of the male of *C. undata* (Crust. Norway Vol. 3 pl. 59) but appears to differ in the greater length of the ocular lobe, which reaches nearly to the end of the pseudorostrum.

Occurrence. — Stations 9 and 25. Depth 130—200 metres.

Distribution. — Messina, 20 fathoms (Sars).

Campylaspis vitrea n. sp. (pl. 28 figs. 28—34).

Description of sub-adult Female (figs. 28 and 29). Total length 4.7 mm.

The carapace considerably exceeds half the total length and is much elevated posteriorly. As in *C. macrophthalma* Sars the side of the carapace bears two oblique keels, which, however, are here elevated into laminar crests. At about $^1/_4$ the length of the carapace from its hinder margin the upper lateral keels are connected with each other across the dorsal surface by a straight transverse keel and from the junction on each side a short keel running downwards and backwards joins the lower lateral keel. The transverse keel and the two short connecting keels form three sides of a roughly quadrangular area sloping downwards and backwards, the posterior side of which is formed by a ridge running just above the hinder margin of the carapace and forming, when viewed from above, two broadly rounded lobes divided by a median notch. Anteriorly the upper lateral keels curve inwards towards the pseudorostrum without forming any distinct angle as they do in *C. macrophthalma*. The short vertical ridge which in the species named connects the two lateral ridges anteriorly is present, though less prominent than the others. The posterior quadrangular area mentioned above and the areas between the lateral keels on each side are distinctly concave. The portion of the dorsal surface in front of the transverse keel is nearly flat and does not rise above the upper lateral keel as seen from the side. There is no eye and the ocular lobe is represented by a short and narrow process in front of which the pseudorostral plates meet for about $^1/_6$ of the length of the carapace. The pseudorostrum is long, rather acutely pointed as seen from the side, with the dorsal outline slightly convex. The antennal notch is obsolete and the antero-lateral angle obtuse. All the keels of the carapace are finely serrated.

The first three leg-bearing somites have transverse crests dorsally; the last two have each a pair of cristiform teeth on the dorsal surface.

The abdominal somites (fig. 30) are ornamented with thin longitudinal ridges or crests which are finely and somewhat irregularly serrate. The first four somites have paired dorsal, lateral and ventro-lateral ridges. On the fifth somite the arrangement of

the ridges is more complex, those on the anterior half of the somite conforming to the plan of the preceding somites while the posterior half has only a median dorsal and a pair of ventro-lateral ridges. The last somite has a short median dorsal and a pair of lateral ridges.

The appendages differ very little from those of *C. macrophthalma* as figured by Sars. The antennules have the second segment of the peduncle distinctly longer than the third. The first legs (fig. 31) do not reach the antero-lateral angle of the carapace, but their distal segments are relatively a little longer than in *C. macrophthalma*. The second legs (fig. 32) are distinguished by the great length of the terminal segment which is about $^1/_3$ of the whole length of the limb. The remaining legs (fig. 33) are a little longer and more slender than are those of *C. macrophthalma* but do not differ in the relative proportions of the segments.

The uropods (fig. 34) are longer than in *C. macrophthalma*, the peduncle being more than $2^1/_2$ times the length of the last somite and a little more than twice the length of the sub-equal rami.

The integument over the whole of the body and limbs is very thin and semitransparent allowing the outlines of the internal organs to be seen.

Male. A single young male shows no marked differences in external characters from the females described above.

Remarks. — This species resembles *C. macrophthalma* but is at once distinguished from that species by the different form of the carapace, especially by the transverse ridge on the posterior part, and by the ornamentation of the abdominal somites as well as by the thin and semitransparent integument.

Occurrence. — Stations 18, 26, 39. Depth 950—1100 metres.

Campylaspis spinosa n. sp. (pl. 28 figs. 35—43).

Description of sub-adult Female (figs. 35 and 36). Total length 3.1 mm.

The carapace is little more than half the total length and is not very strongly arched above. The pseudorostrum is sharply upturned, its upper margin as seen from the side nearly at right angles to the sloping anterior part of the dorsal surface of the carapace. There is no eye and the ocular lobe is reduced to a narrow process reaching nearly to the tip of the pseudorostrum.

The antennal notch is obsolete and the lower margin curves upwards to the pseudorostrum with hardly an indication of the antero-lateral angle. The whole surface of the carapace is set with small spines, rather widely spaced, while on the dorsal surface on each side is a longitudinal row of about eight strong spines extending from the posterior margin on to the side of the pseudorostrum. There are about six very long setæ on the dorsal surface. The anterior part of the lower margin bears a series of curved spines. The first leg-bearing somite is exposed only on the dorsal surface. The following thoracic somites like those of the abdomen bear each a pair of spines on the dorsal surface. The fifth abdominal somite has a median dorsal spine about the middle of its length and the sixth, which is distinctly broader than the preceding, has three spines on the dorsal surface. The antennules (broken off in the specimen figured) are rather long and stout, but appear to resemble those of *C. rubicunda* as figured by Sars.

The mouth-parts resemble those of *C. rubicunda* very closely but the molar process of the mandible is a little longer and more slender, the palp of the maxillulæ carries two setæ, and the maxillæ have six setæ. The branchial apparatus is considerably reduced, only three lobules being visible. The second maxillipeds (fig. 38) differ from those of all species of the genus hitherto described in having the ischium distinct; the terminal segment carries three strong spines. Third maxillipeds (fig. 39) have strong teeth on the margins of most of the segments, the merus is not expanded, hardly broader than the succeeding segment and equal to the two succeeding segments in length. The plumose setæ on the end of the merus extend to the tip of the limb.

The first legs (fig. 40) are moderately slender, the merus considerably less than half the total length. The second legs (fig. 41) have the merus less than $^1/_3$ of the total length, the carpus serrated on the outer edge and the dactylus equal in length to the two preceding segments. The remaining legs (fig. 42) are rather stout. In the third and fifth pairs the carpus bears two and in the fourth three long setæ.

The uropods (fig. 43) are slender and about equal in length to the last four somites. The peduncle is more than twice the length of the last somite, its margins not distinctly serrate. The exopod is very slightly longer than the endopod and about half the length of the peduncle. The endopod is armed with four spines which,

as well as the terminal spine of the exopod, are long, slender, and serrate or plumose.

Male. A male specimen 3.7 mm. long which I refer to this species is not in sufficiently good condition to be figured. The carapace is less deep than in the female, the pseudorostrum more horizontal and the spines on the surface of the carapace mostly reduced to tubercles. The spines on the dorsal surface of the abdominal somites however are even longer than in the female.

Remarks. This species differs remarkably from all the described species of the genus in the spinose armature of the carapace. Nevertheless the structure of the mouthparts shows it to be a true *Campylaspis*, though it appears to be exceptional in having the ischium of the second maxillipeds distinct and in the imperfect development of the branchial apparatus.

Occurrence. — Stations 18, 26, 44. Depths 950— 1100 metres.

Family **Lampropidae.**

Hemilamprops cristata G. O. Sars.

H. cristata, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 25, pl. 18.

Four specimens are referred to this species. They are all very young and are badly preserved.

Occurrence. — Station 25. Depth 200 metres.

Family **Platyaspidae.**

Platyaspis typica G. O. Sars.

P. typica, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 27, pls. 19, 20; Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 (1905) p. 42.

As I have already noted, these specimens show more distinctly than do those from the West of Ireland the double dorsal keel on the posterior thoracic and anterior abdominal somites.

Occurrence. — Stations 17, [18], 39, 44. Depth 950-1100 metres.

Family **Diastylidae.**

Diastylis insignis G. O. Sars.

D. insignis, G. O. Sars, Svenska Vet. Akad. Handl. 9. Bd. No. 13 1871 p. 34, pl. 14.

The specimens which I have referred to this species are very agmentary and there may be some little doubt as to the identi-cation. Dr. Lo Bianco has recorded the species from Station 57, n the evidence of a specimen which may have been better preserved an any of those seen by me[1].

Occurrence. — Stations 26, 39, 57. Depths 1000-1100 metres.

Diastylis capreensis n. sp. (pl. 28 figs. 44, 45).

Description of young Female (fig. 44). Total length 5.2 mm.

The carapace is less than $^1/_3$ of the total length, inflated, ith the dorsal surface strongly arched and declivous anteriorly. he pseudorostrum is moderately long, horizontal and acute. There no eye. The surface of the carapace carries a number of long ines varying a little in arrangement in different specimens and ot always symmetrical on the two sides. They are arranged on ie dorsal surface in two longitudinal rows which diverge widely nteriorly. The largest of these spines are a pair placed on the ighest point of the dorsal surface and one on each side just behind ie base of the rostrum. In addition there are a few spines on the nterior part of the side of the carapace. The lower margin is ccupied by a series of teeth becoming spiniform anteriorly.

The last thoracic somite has the postero-lateral angles produced nto spiniform teeth projecting downwards, and has two pairs of enticles on the dorsal surface. The first abdominal somite has one air and the last two somites have several denticles on the dorsal urface.

The telson (fig. 45) is shorter than the last three somites ogether. The pre-anal tubular part is nearly twice as long as the ost-anal. The latter has concave sides converging to a narrow pex bearing a pair of minute spines. There are no lateral spines r teeth.

The antennules have the distal segment of the peduncle onsiderably longer than the preceding. The first legs are broken n all the specimens examined. The basis has some small teeth n its lower surface. The second leg has a strong spine proceeding om the inner surface of the ischium.

---

[1] In my paper on Irish Cumacea (Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 905] pp. 12, 44). I accidentally omitted to notice that this species had been corded from the Mediterranean.

The next two pairs of legs are moderately stout and a little more than $^2/_3$ of the length of the carapace. The basis is less than half the length of the leg and bears, close to its proximal end, a rudimentary unjointed exopod in the form of a curved, conical papilla. The last thoracic somite is without appendages in all the specimens examined.

The peduncle of the uropods (fig. 45) is shorter than the telson and less than $1^1/_2$ times the length of the exopod. The endopod is slightly less than $^2/_3$ the length of the exopod and is divided into three segments.

Remarks. In having the pre-anal part of the telson very distinctly longer than the post-anal the species described above agrees with *Diastylis longipes*, *D. josephinæ*, *D. erinaceus* and *D. insignis* of Sars, *D. costata* of Bonnier, *D. cingulata* of Calman, and also with the *Leptostylis longicaudata* and *Diastylopsis* (?) *dubia* of Bonnier. From all these species it is separated by the long spines of the carapace. It is unlikely that the absence of the last pair of legs will prove to be a permanent character of the species (cf. Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 [1905] p. 40) and it is possible that the presence of rudimentary exopods on the third and fourth legs is also a character of immaturity, or, at all events, is unreliable as a generic distinction (Bonnier, Ann. Univ. Lyon Tome 26 Campagne du Caudan, p. 561). I have therefore placed the species, for the present, in the genus *Diastylis*. It is possible that this may be the species recorded by Sig. Lo Bianco as *D. spinulosa* Heller.

Occurrence. — Stations 39 and 44. Depth 1000—1100 metres.

Diastyloides serrata G. O. Sars.

D. serrata, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 61, pl. 45.

Occurrence. — Stations 17, 18, 26, 29, 39, 44. Depth 100—1100 metres.

Diastyloides sp.

A species of this genus which appears to be new is represented only by immature and mutilated specimens. It is closely allied to *D. serrata*, from which however it differs in the shorter and blunter rostrum and in the presence of a pair of denticles on the dorsal surface of the frontal lobe of the carapace.

Occurrence. — Stations 8 and 29. Depth 100 and 120 metres.

Leptostylis macrura G. O. Sars.

L. macrura, G. O. Sars, Crust. Norway Vol. 3 1900 p. 69, pl. 49.

Three males and one female of this species were found.

Occurrence. — Station 25. Depth 200 metres.

Diastylopsis sp.

A number of specimens, most of which are immature, apparently belong to the undescribed species of this genus already recorded from the West of Ireland (Calman, Fisheries Ireland Sc. Invest. 1904 N: 1 [1905] p. 48).

Occurrence. — Stations 17, 29, 39, 44. Depth 100—1100 metres.

Explanation of Figures.

Plate 27.

Fig. 1. *Leucon longirostris*, sub-adult Female, from the side. × 21.
Fig. 2. Anterior portion of carapace and pseudorostrum.
Fig. 3. Last two thoracic somites and basal portions of the legs.
Fig. 4. Antennule.
Fig. 5. Last somite and uropod.
Fig. 6. *Leucon longirostris*, adult Male, from the side. × 21.
Fig. 7. Anterior portion of carapace and pseudorostrum.
Fig. 8. Last somite and uropod.
Fig. 9. *Leucon siphonatus*, Antennule of adult female.
Fig. 10. *Cumellopsis Puritani*, adult Male, from the side (appendages omitted). × 29.
Fig. 11. Cephalothoracic region from above.
Fig. 12. Last somite and uropod.
Fig. 13. *Procampylaspis armata*, immature Female, from the side (appendages omitted). × 22.
Fig. 14. The same, from above.
Fig. 15. Last two somites and uropod.
Fig. 16. Adult Male, from the side (appendages omitted). × 22.
Fig. 17. The same, from above.
Fig. 18. Anterior part of carapace, with ocular lobe and pseudorostrum, from above.
Fig. 19. Sub-adult male, Peduncle of antenna.
Fig. 20. Adult male, last two somites and uropod.
Fig. 21. *Procampylaspis Bonnieri*, adult Female, from the side (appendages omitted). × 37.
Fig. 22. The same, from above.
Fig. 23. Last two somites and uropod.
Fig. 24. Adult Male, from the side (appendages omitted). × 37.

Fig. 25. The same, from above.
Fig. 26. Peduncle of antenna.
Fig. 27. Last two somites and uropod.

Plate 28.

Fig. 28. *Campylaspis vitrea*, sub-adult Female, from the side. × 22.
Fig. 29. The same, from above.
Fig. 30. Last three somites, *a* from above, *b* from the side.
Fig. 31. First leg.
Fig. 32. Second leg.
Fig. 33. *a* Third leg, *b* Fifth leg.
Fig. 34. Uropod.
Fig. 35. *Campylaspis spinosa*, sub-adult Female, from the side. × 27.
Fig. 36. The same from above.
Fig. 37. First maxilliped.
Fig. 38. Second maxilliped.
Fig. 39. Third maxilliped.
Fig. 40. First leg.
Fig. 41. Second leg.
Fig. 42. *a* Third, *b* fourth, *c* fifth leg.
Fig. 43. Last somite and uropod.
Fig. 44. *Diastylis capreensis*, young Female, from the side. × 24.
Fig. 45. Last somite, telson and uropod.

Die Entwickelung von Cunina proboscidea Metschn.

Von

Dr. **J. Stschelkanowzew,**
Privatdocent der Zoologie in Moskau.

Mit Taf. 29 und 30.

Die hier gebotene Arbeit ist ihrem ganzen Umfange nach auf der Neapeler Zoologischen Station während meines zweimaligen Aufenthalts daselbst in den Wintermonaten 1903/4 und 1904/5 entstanden. Es ist mir eine höchst angenehme Pflicht, schon hier gleich meine aufrichtigste und tiefste Dankbarkeit für die herzliche Aufnahme, die ich auf der Station fand, auszusprechen, sowohl der ganzen Verwaltung, als auch im Besonderen Herrn Director Prof. Dr. A. Dohrn für sein liebenswürdiges Entgegenkommen, ferner Herrn Professor P. Mayer für seine zahlreichen technischen Hinweise, Herrn Professor H. Eisig, der stets mit Rathschlägen zu helfen bereit war, und Herrn Dr. Lo Bianco, Dank dessen ausnehmender Liebenswürdigkeit ich zu jeder Zeit und bei jedem Wetter reichlich mit Material versorgt wurde.

Benutzte Literatur.

1853. **A. Kölliker,** Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. in: Zeit. Wiss. Z. 4. Bd.

1856. **C. Gegenbaur,** Versuch eines Systems der Medusen. Ibid. 8. Bd.

1861. **Fr. Müller,** *Cunina Köllikeri* n. sp. in: Arch. Naturg. 27. Jahrg.

1864—1866. **E. Haeckel,** Die Familie der Rüsselquallen. in: Jena. Zeit. Naturw. 1. u. 2. Bd.

1871. **E. & L. Metschnikoff,** Materialien zur Kenntnis der Siphonophoren und Medusen. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 8. Bd. (Russisch.)

1874. **E. Metschnikoff,** Studien über die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd.

1875. **Fr. E. Schulze,** Über die Cuninen-Knospenähren. in: Mitth. Nat. Ver. Graz.

1875. **E. Strasburger,** Zellbildung und Zelltheilung. Jena.
1876. **E. G. Balbiani,** Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 83.
1876. **B. Uljanin,** Über die Herkunft der am Magen der Geryonien geknospten Cuninen. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 24. Bd. (Russisch.)
1877. **C. Claus,** Studien über Polypen und Quallen der Adria. in: Denkschr. Akad. Wien 38. Bd.
1877. **O. u. R. Hertwig,** Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. in: Jena. Zeit. Naturw. 11. Bd.
1878. —— Der Organismus der Medusen. Jena.
1879—1880. **E. Haeckel,** Das System der Medusen. in: Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena 1. Bd.
1881. **E. Metschnikoff,** Vgl. embryologische Studien. in: Zeit. Wiss. Z. 36. Bd.
1881. **W. Pfitzner,** Über den feineren Bau der bei den Zelltheilungen auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. in: Morph. Jahrb. 7. Bd.
1882. **W. Flemming,** Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig.
1882. **A. A. Tichomiroff,** Entwickelungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 32. Bd. (Russisch.)
1883. **C. Claus.** Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung der Medusen. Prag u. Leipzig.
1885. **C. Rabl,** Über Zelltheilung. in: Morph. Jahrb. 10. Bd.
1886. **E. Metschnikoff,** Embryologische Studien an Medusen. Wien.
1886a. —— Medusologische Mittheilungen. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd.
1886. **A. Goette,** Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Hamburg und Leipzig.
1887. **A. Meunier,** Le nucléole des *Spirogyra*. in: Cellule Tome 3.
1887. **A. A. Tichomiroff,** Zur Entwickelungsgeschichte der Hydroiden. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 50. Bd. (Russisch.)
1887. **H. V. Wilson,** The structure of *Cunoctantha*. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Baltimore Vol. 4.
1888. **E. Strasburger,** Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena.
1888. **A. Korotneff,** *Cunoctantha* und *Gastrodes*. in: Zeit. Wiss. Z. 47. Bd.
1889—1892. **C. Chun,** Bronn's Classen und Ordnungen. Coelenterata.
1891. **H. Henking,** Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insecten. in: Zeit. Wiss. Z. 51. Bd.
1892. **O. vom Rath,** Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa*. in: Arch. Mikr. Anat. 40. Bd.
1892. **V. Haecker,** Die Furchung des Eies von *Aequorea forskalea*. Ibid. 40. Bd.
1892. **O. Maas,** Über Bau und Entwickelung der Cuninenknospen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 5. Bd.
1894. **G. Born,** Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. in: Arch. Mikr. Anat. 43. Bd.
1895. **V. Haecker,** Die Vorstadien der Eireifung. Ibid. 45. Bd.
1895. **E. Korschelt,** Über Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd.
1897. **J. B. Carnoy & H. Lebrun,** La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. in: Cellule Tome 12.

1899. **P. Obst,** Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung. in: Zeit. Wiss. Z. 66. Bd.
1900. **S. Hickson,** Staining with Brazilin. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 44.
1900. **H. Winiwarter,** Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. in: Arch. Biol. Tome 17.
1901. **N. Kulagin,** Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. in: Zeit. Wiss. Z. 69. Bd.
1902. **M. Hartmann,** Studien am thierischen Ei. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 15. Bd.
1902. **W. Lubosch,** Über d. Eireifung der Metazoen. in: Anat. Hefte 2. Abth. 11. Bd.
1904. —— Untersuchungen über die Morphologie des Neunaugeneies. in: Jena. Zeit. Naturw. 38. Bd.
1904. **O. Maas,** Revision des Méduses. in: Bull. Mus. Océanogr. Monaco No. 5.
1905. **J. Stschelkanowzeff,** Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Cölenteraten. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 110. Bd. (Russ.).

Cunina proboscidea Metschn., von deren Entwickelung hier die Rede sein soll, wurde zuerst von E. & L. Metschnikoff 1870 beschrieben. Da aber Haeckel 1880 in seiner Monographie der Medusen ungerechtfertigter Weise diese Species zu der sehr oberflächlich und ungenügend beschriebenen *Cunina vitrea* Gegenb. stellte, so dass die Bezeichnung *C. proboscidea* in der zoologischen Literatur kein Bürgerrecht erhielt, so erscheint es mir angebracht, hier auch bei der Beschreibung unserer Meduse in systematischer Hinsicht etwas stehen zu bleiben.

Als charakteristische Besonderheit ihrer Meduse stellten E. & L. Metschnikoff die conische Form des Schirms, die sehr kurzen Fühler und die Anwesenheit eines deutlichen (wenigstens bei den meisten Arten) Rüssels hin. Von anatomischen Merkmalen wiesen sie auf die Existenz breiter perradialer Magentaschen und kurzer radialer Canäle hin, die in jeder Abtheilung durch einen Ringcanal verbunden sind, also auf das Vorhandensein dessen, was in der späteren Literatur den Namen Festoncanal erhielt (s. O & R. Hertwig 1877).

Die Gehörkolben haben nach Metschnikoff die Form kurzer Pfosten und sind mit 3 Otolithen versehen. Am Grunde jedes Gehörkölbchens befinden sich an der Oberfläche des Schirms die sogenannten Otoporpen, d. h. verdickte Stellen des Ectoderms, die reichlich mit Nesselzellen besetzt sind. Die Form dieser Otoporpen ist sehr gut abgebildet und beschrieben (l. c. Taf. 6 Fig. 3, und 1886a Taf. 2 Fig. 25); sie sind sehr kurz und kolbenförmig. Am Grunde des Gehörkolbens beginnen sie mit einem kurzen Füßchen und enden, sich plötzlich verbreiternd, mit einem breiten Kopfe. Bisher wurde auf diese sehr charakteristische Form der Otoporpen

nur wenig geachtet. Während meines Aufenthalts in der Zoologischen Station zu Neapel gelang es mir, eine sehr große Anzahl Cuninen zu studiren, und bei allen war diese charakteristische Form der Otoporpen mit bemerkenswerther Consequenz bewahrt.

Durch die Form dieser Gebilde unterscheidet sich *Cunina proboscidea* sofort von der ihr sehr nahestehenden *C. lativentris* Gegenbaur (s. z. B. die Ränder des Schirms bei der letzteren bei O. & R. Hertwig 1877 Taf. 10 Fig. 4), und ebenso von allen Cuninen mit rundem, halbkugelförmigem Schirm. Daher halte ich mit Metschnikoff (1886a) Uljanin's (1876) Behauptung, *C. proboscidea* sei identisch mit *C. lativentris* Geg., für ungerechtfertigt. Zu *C. vitrea* Geg. kann man unsere Art schon deshalb nicht stellen, weil erstere von Gegenbaur (1856) sehr kurz und zudem ohne Zweifel nach einem sehr jungen Exemplar beschrieben wurde; aber auch abgesehen davon unterscheidet sich diese durch die runde Form und die geringe Anzahl der Gehörkolben sofort von der Meduse Metschnikoff's. Bei den Exemplaren von *C. vitrea*, die Gegenbaur untersuchte, und die 9—11 Magentaschen besaßen, erreichte die Zahl der Gehörkolben 15—18, während sie nach Metschnikoff bei *C. proboscidea* bei gleicher Anzahl der Magentaschen zwischen 27—44 schwankt; ich selber fand kein Exemplar mit weniger als 33 Gehörkolben, ausgenommen ganz kleine, von denen weiter unten die Rede sein soll, mit nur 8 Magentaschen.

Was den Magenstiel anlangt, den die Metschnikoff's ebenfalls für ein charakteristisches Merkmal ihrer Species hielten, so kann ich ihnen nur beistimmen. Alle Exemplare unserer Meduse, die ich untersuchte, unterschieden sich sofort von den ihnen verwandten Cuninen dadurch, dass ihr Mund in ein Rohr ausgezogen war. Die Größe dieses Rohres variirte freilich bedeutend, aber bei allen bildet die Gallertmasse des Schirms — worauf ich besonders aufmerksam mache — an der unteren Oberfläche stets eine nicht große Einbuchtung, die in den Rüssel hineintritt (Taf. 29 Fig. 1 *pr*) und etwa die Anlage zu dem Stiel der Geryoniden bildet.

Auf Grund dieser Darlegungen halte ich es für unbedingt gerechtfertigt, für die beschriebene Meduse die Bezeichnung beizubehalten, die ihr Metschnikoff's gaben, um so mehr, da die klare und sehr eingehende Beschreibung es gestattet, sie sofort zu bestimmen.

Als eine sehr charakteristische Eigenthümlichkeit unserer Meduse erscheint auch ihre Vermehrungsweise, die darin besteht, dass die

jungen Individuen, die der Mutter gar nicht gleichen, sich in deren Magenraum entwickeln. Die Resultate meiner Untersuchungen über diese Art der Vermehrung werden hier hauptsächlich den Gegenstand meiner Beschreibung bilden.

Obwohl über die Knospung und Entwickelung der Cuninen, besonders der im Magen von *Carmarina hastata* parasitisch lebenden Species, eine sehr große Literatur existirt, so ist der Entwickelung unserer Cunine nur Metschnikoff's (1886) Arbeit gewidmet. Freilich berührten diese Frage, wenn auch nur vorübergehend, Uljanin (1876) und F. E. Schulze (1875). So weist der Erstere in einer Anmerkung darauf hin, dass die sogenannten Knospen, d. h. die jungen Embryonen, die sich im Magenraum der Mutter befinden, in besonderen Räumen entstehen, die sich innerhalb der Wände des Verdauungsraumes bilden, besonders in der Nachbarschaft der Fühlerwurzeln und in den Seitenwänden der Radialkanäle. Schulze untersuchte unsere Meduse gar nicht und äußerte nur auf Grund von Metschnikoff's ersten Mittheilungen die Annahme, dass trotz Metschnikoff's Behauptung die Entwickelung der Knospen aus Eiern nicht unmöglich erscheine. Ich will hier nicht die ganze Literatur behandeln, die der Knospung und Entwickelung anderer Cuninen gewidmet ist, da sie eingehend in den angeführten Arbeiten von Uljanin, Schulze, Metschnikoff und neuerdings von Chun (1889—92) in Bronn's Klassen und Ordnungen besprochen ist, und da ich außerdem weiter unten, am gehörigen Ort, auf viele dieser Arbeiten hinweisen muss.

Da ich aber zu Resultaten gelangte, die bei Weitem nicht mit Metschnikoff's Beobachtungen übereinstimmen, so halte ich es für nöthig schon jetzt eingehend den Inhalt seiner Arbeit darzulegen, um später nicht durch beständige Citate die Darstellung meiner Beobachtungen zu unterbrechen.

Nach den Beobachtungen von Metschnikoff (1886) liegen die Eierstöcke und Hoden von *Cunina proboscidea* im Ectoderm des unteren Magenraums. Die Eierstöcke stellen eine dicke Schicht kleiner runder Zellen vor, die in zahlreichen Reihen von der Stützlamelle bis zur äußeren Oberfläche vertheilt sind. Die reifen Eier sind sehr klein (nur 0,024 mm), oval oder rund und enthalten einen großen Nucleus mit einem Nucleolus. Neben ihnen in den Eierstöcken, und ebenso in den Hoden neben den Spermien, findet man viele kleine runde Zellen, die bei Betrachtung unter dem Mikroskope in Meerwasser eine amöbenartige Be-

wegung zeigen. Diese Zellen treten aus den Geschlechtsorganen heraus und dringen in das Entoderm des Magens und Ringkanals, sowie in die Gallerte des Schirmes. Hier vereinigen sich je zwei solcher Zellen miteinander: die eine bildet die Schutzzelle, die andere gibt den Anfang für einen parenchymulaartigen Embryo, der mit Hilfe jener Zelle sich am Entoderm befestigt. Im Innern dieses Embryos geht schon sehr früh die Differenzirung in das Ectoderm und Entoderm vor sich. Im letzteren erscheint ein Hohlraum; das erstere ist von Anfang an mehrschichtig. Bis zu diesem Stadium befindet sich der Embryo in der Entodermwand und tritt dann in den Raum des Gastrovascularsystems hinaus. Hier nimmt er die Form einer Scheibe an und bedeckt sich mit Wimperhaaren. An seiner aboralen Oberfläche erscheinen erst zwei, dann aber noch zwei oder drei (?) Gruppen von Nesselzellen an den Stellen, wo später die Fühler stehen. Am aboralen Discus beginnt in Gestalt kleiner Ausstülpungen die Bildung von Knospen, die sich bald auch abtrennen. In den weiteren Stadien zieht die starke Entwickelung und Wucherung der oralen Partie, d. h. der Subumbrella, auf der sehr früh der Mund erscheint, die Aufmerksamkeit auf sich. Zu dieser Zeit hat die orale Partie des Schirmes der Larve das Aussehen eines großen Sackes, an dem der aborale Theil in Form einer kleinen Scheibe angelegt ist. Die aus dem Hohlraum der *Cunina* hervorgegangene junge Meduse unterscheidet sich wesentlich von ihrer Mutter: sie hat weder Magentaschen noch Otoporpen, und ihre Gehörkölbchen enthalten sehr viele Otolithen.

So ergab sich denn auf Grund von Metschnikoff's Beobachtungen, dass die jungen Medusen, die im Magenraum von *Cunina proboscidea* gefunden wurden, sich nicht aus Eiern, sondern aus Wanderzellen entwickeln, wobei diese sowohl in den Eierstöcken, als auch in den Hoden getroffen wurden. Diese Zellen nannte Metschnikoff Sporen. Was aber die Geschlechtsproducte selbst anlangt, so blieb ihr Schicksal Metschnikoff unbekannt, obwohl er nach seinen Worten mehr als einmal die Eiablage beobachtete.

Indem ich an die Darlegung der eigenen Beobachtungen gehe, halte ich es vor Allem für nothwendig, etwas bei der Beschreibung des Baues der unteren Körperwand unserer Meduse stehen zu bleiben, besonders ihrer Eierstöcke und Hoden.

Die untere Körperwand erinnert in ihrem Bau in gewissen Stadien sehr an dieselbe Wand der Männchen von *Cunina lativentris*

nach der Beschreibung der Gebrüder Hertwig (1878). Leider sagen diese Autoren nichts vom Bau der weiblichen Individuen. In Übereinstimmung mit ihrer Beschreibung entwickeln sich nach meinen Beobachtungen die Geschlechtsprodukte zwar in der Dicke fast der ganzen unteren Wand des Magenraums, aber die Hauptstellen ihrer Entwickelung liegen der Peripherie näher, in der Region der Magentaschen, wo das Ectoderm sehr stark verdickt ist. In den Räumen zwischen den Magentaschen findet man keine Geschlechtsprodukte; aber von einzelnen Gonaden zu reden, die sich in den Taschen befänden, liegt gar kein Grund vor, da nach innen hin vom Anfang der Taschen an die ganze Subumbrella auf große Strecken von Geschlechtsprodukten vollkommen eingenommen ist; sie fehlen nur in der Partie unmittelbar um den Mund (Taf. 29 Fig. 2).

Auf Grund der Anordnung der Geschlechtselemente kann man die ganze Subumbrella von *Cunina proboscidea* in 3 Zonen eintheilen, denen, wie wir gleich sehen werden, der Bau des Entoderms vollkommen entspricht. Mit der Beschreibung des Baues des letzteren wollen wir daher beginnen.

Das Entoderm der unteren Wand des Magenraums.

In der Region unmittelbar um den Mund, die — wie wir oben sahen — bei unserer Meduse gewöhnlich in einen Rüssel ausgezogen ist, ist das Entoderm anders veranlagt, als weiter zur Peripherie hin und im Gebiet des Festoncanals. Neben dem Mund und im ganzen Rüssel zeigen seine Zellen einen offenkundig drüsigen Charakter, und nach ihrem Bau kann man hier zwei Arten Drüsenzellen unterscheiden (Taf. 29 Fig. 2). Die einen wie die andern sind an ihrer Basis, wo ihre Kerne liegen, stark verengt. Diese Lage der Kerne unterscheidet schon bei oberflächlicher Betrachtung sofort das Entoderm der beschriebenen Partie von dem der übrigen Magenwand. Nach dem Bau ihrer Kerne unterscheiden sich beide Arten von Drüsenzellen von einander: die breiteren, pokalförmigen Zellen haben ovale Kerne mit deutlichem Nucleolus und körnigem Chromatinnetz; die der engen, langen Zellen hingegen stellen schmale Körper von unregelmäßiger Form dar, die sehr intensiv und gleichartig von Zellfarbstoffen tingirt werden. Die äußeren Theile dieser Zellen unterscheiden sich noch mehr von einander: bei den einen sind sie, wie wir eben bemerkt haben, stark ver-

breitert, pokalförmig und voll einer netzartig vertheilten feinkörnigen Masse, in deren Schleifen hellere ungefärbte Partien liegen; die anderen sind viel enger, ihre peripheren Theile sind nur wenig breiter als ihre Basis und von relativ sehr großen Körnchen ganz erfüllt. Bei Tinction mit einem Gemisch von Hämalaun und Säurefuchsin färbt sich der körnige Inhalt der Zellen der 1. Art ausschließlich blau, die Körnchen der Zellen der 2. Art aber roth, was einigen Grund zu der Annahme gibt, dass jene Zellen Schleim absondern, diese hingegen Eiweißzellen sind.

Im Gebiete der zweiten Zone, welche beim Übergange des Rüssels in den übrigen Theil der unteren Wand liegt, trägt das Entoderm einen gemischten Charakter. Neben den eben beschriebenen drüsigen Zellen erscheinen hier auch einfache cylindrische, deren Kerne nicht am Grunde, sondern am äußeren Ende liegen. Hier ist auch das sich intensiv färbende Plasma angesammelt; ihre Basis hingegen ist gewöhnlich sehr arm an Plasma. Das Entoderm der dritten Zone, die den ganzen peripherischen Theil der Wand einnimmt, sowie die innere Oberfläche des Ringcanals besteht nur aus solchen Zellen. In Übereinstimmung mit dem, was ich in meiner Arbeit über *Olindias Müllerі* (1905) beschrieben habe, stellen letztere Zellen ohne Zweifel aufsaugende Elemente vor. Hierfür spricht auch der Umstand, dass die Eier nach dem Übergange aus dem Ectoderm in das Entoderm sich im letzteren stets nur da ansammeln, wo es aus solchen hohen Cylinderzellen gebildet ist.

Das Entoderm der äußeren Theile des Magenraums der Männchen ist etwas von dem so eben beschriebenen Entoderm der Weibchen unterschieden: es besteht aus niedrigeren breiteren Zellen. Nach den Schnitten zu urtheilen sind diese Zellen auf einer gleichen Fläche bei den Männchen weniger zahlreich, als bei den Weibchen. Ihre Kerne liegen gewöhnlich fast in der Mitte ihrer Höhe, und das Plasma nimmt die ganze Zelle ein, ohne den unteren Theil frei zu lassen.

Indem ich die Beschreibung des Entoderms beschließe, will ich hier noch darauf hinweisen, dass die Entodermlamelle unserer Meduse, genau wie nach Wilson (1887) bei *Cunoctantha octonaria*, vollkommen einschichtig ist.

Das Ectoderm der Subumbrella.

Das Ectoderm der ersten der drei Zonen, in die wir die untere Magenwand eintheilten, oder anders gesprochen: das des rudimen-

tären Rüssels besteht aus einer Schicht cubischer Zellen von ziemlich regelmäßiger Form. Ihre Kerne sind nicht groß, oval und färben sich sehr intensiv und gleichförmig.

In der zweiten Zone erscheinen zwischen den eben beschriebenen etwas größere Zellen, deren Kerne sich im Bau und Aussehen von den vorhergehenden unterscheiden. Sie sind regelmäßiger oval und zeigen einen deutlichen Nucleolus, sowie ein Chromatinnetz (Taf. 29 Fig. 4). Diese in der mittleren Zone in nicht großer Anzahl erschienenen Zellen sind ohne Zweifel die Geschlechtsprodukte. Bei jungen Medusen hat das Ectoderm der beschriebenen Zone ein solches Aussehen, wie es auf unserer Zeichnung dargestellt ist, d. h. Ectodermzellen und Geschlechtselemente liegen ohne besondere Ordnung neben einander. Mit der weiteren Entwickelung und Vermehrung der Geschlechtselemente müssen sich die Zellen des Ectoderms mehr und mehr strecken; sie werden dabei faserig und nehmen genau das Aussehen an (Textfig. 3 l. c. 1905), wie nach Hertwig (1878 Taf. 2 Fig. 15 u. 18) die Zellen des Ectoderms von *Cunina lativentris*. Jetzt besteht das Ectoderm hier gleichsam aus einem Walde von Säulchen; jedes besteht aus schmalen Ectodermzellen, die sich außen durch ihre Fortsätze mit den Nachbarzellen vereinigen und mit der Basis sich an der Stützlamelle befestigen. Zwischen diesen Säulchen liegen die Geschlechtszellen (Taf. 29 Fig. 8). Das Säulchennetz ist sehr dicht, und stellenweise liegen zwischen ihnen die Geschlechtszellen nur in einer Reihe (Fig. 4). Genau denselben Bau hat das Ectoderm in der dritten, äußersten Zone, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Geschlechtszellen sich noch bedeutender vermehrt haben. Das Ectoderm ist deshalb sehr stark verdickt; seine Zellen sind ausgedehnt und nur stellenweise bemerkbar, am besten bei doppelter Tinction mit Hämalaun und Säurefuchsin, wo sie durch das Fuchsin roth erscheinen, während ihre kleinen Kerne und die Geschlechtszellen blau werden. Diese starke Verdickung des Ectoderms an der Peripherie der Subumbrella ist besonders gut an Radialschnitten durch den Rand des Schirmes sichtbar. In Fig. 1 und Textfig. 2 l. c. 1905 sehen wir, dass das verdickte Ectoderm nicht ganz bis an den Außenrand der Magentasche reicht, sondern plötzlich unterbrochen wird und sich dann weiter als einschichtiges, aus cubischen Zellen gebildetes Blatt des Schirmes fortsetzt.

Was den Bau der Geschlechtszellen anlangt, so war dieser in den mir zur Verfügung stehenden Stadien in den Hoden und Eierstöcken schon verschieden; daher wollen wir die einen wie

die andern gesondert betrachten. Zugleich seien einige Worte über den Bau des Ectoderms der beschriebenen Region bei alten Weibchen, die ihre Eier schon abgelegt hatten und voll entwickelter Larven waren, gesagt. Bei solchen Weibchen wird das Ectoderm wieder dünn (Taf. 29 Fig. 5); seine Zellen nehmen die charakteristische, säulchenförmige Gestalt an, wie in der mittleren Zone jüngerer Stadien; zwischen ihnen bemerkt man viele Räume voll geronnener und stark gefärbter Masse. Diese Räume sind offenbar Stellen, die nach dem Austritt der Eier frei blieben und sich mit irgend einem Secret füllten, das eine entfernte Analogie zu dem Corpus luteum der Säugethiere bietet.

Indem wir nunmehr zur Beschreibung des Schicksals der Geschlechtszellen übergehen, beginnen wir mit den Hoden.

Die Hoden.

Hier muss ich vor allen Dingen bemerken, dass ich nur eine Beschreibung des Baues der Hoden selbst und der Form der reifen Spermien geben kann. Über die Entwickelung der Spermien aber sind meine Beobachtungen bei Weitem nicht vollständig genug, hauptsächlich deshalb, weil die Männchen unserer Meduse offenbar in geringerer Quantität vorkommen. Bei meinem ersten siebenmonatlichen Aufenthalte in Neapel erschien *Cunina proboscidea* nur während sehr kurzer Zeit im Anfang Februar. Daher führe ich hier meine Beobachtungen über die Spermatogenese nur als Bestätigung deren an reifen Spermien auf, die — wie wir sehen werden — durchaus nicht mit Metschnikoff's Daten übereinstimmen.

Wie schon oben dargelegt war, entwickeln sich die Geschlechtszellen bei unserer Meduse fast an der ganzen Oberfläche der Subumbrella, ausgenommen das die Mundöffnung umgebende Gebiet. Aber ihre Hauptmasse bildet sich im Gebiete der äußeren der drei oben beschriebenen Zonen. Auf einem Radialschnitt durch den Rand des Schirmes eines Männchens (Fig. 8) sehen wir, dass in dieser Region das Ectoderm sehr stark verdickt ist und total von männlichen Geschlechtszellen eingenommen wird. Die Ectodermzellen aber haben, wie schon oben beschrieben, das Aussehen langer Säulchen, die in vertikaler Richtung die ganze Schicht der Geschlechtselemente durchsetzen. Außerdem sehen wir hier auf der Außenfläche eine deutliche Lage Ectodermzellen, die mit den Säulchenzellen in Verbindung

stehen. Die Kerne dieser Oberflächenzellen unterscheiden sich durch ihren Bau von denen der Faserzellen: erstere sind rund, enthalten einen deutlichen Nucleus und ein Chromatinnetz, letztere aber haben das Aussehen schmaler Körper von unregelmäßiger Gestalt und färben sich gleichmäßig.

Unter den Geschlechtszellen finden wir in jüngeren Stadien alle drei für die Entwickelung der Spermien charakteristischen Stadien. Auf der Basis der ganzen Schicht, in der Nachbarschaft der Stützlamelle, liegen die in nicht zu großer Zahl vorhandenen Spermatogonien. Sie erscheinen hier als die größten Elemente. In der Ruhe sind ihre Kerne oval, etwas verschmälert (Taf. 29 Fig. 6); ihr Chromatin ist in Gestalt sehr kleiner Körnchen vertheilt, offenbar ohne besondere Ordnung, so dass hier weder ein Netz, noch Körner bemerkbar sind. Der immer sehr deutliche Nucleolus ist ziemlich regelmäßig rund, färbt sich sehr gleichmäßig, ohne Vacuolen oder überhaupt irgend welche Differenzirung zu zeigen. Interessant ist es, dass bei Tinction mit Hämalaun und Säurefuchsin der Nucleolus der Spermatogonien sich grell violett färbt, während der der ruhenden Spermatocyten dunkelblau mit kaum merkbarem röthlichen Anfluge erscheint.

Es gelang mir nicht, die Theilung der Spermatogonien zu beobachten, da in den Stadien, die mir zur Verfügung standen, ihre Hauptmasse sich offenbar schon getheilt hatte, und die Hoden schon von Spermatocyten und Spermatiden voll waren.

Die Spermatocyten 1. Ordnung bilden im beschriebenen Stadium die Hauptmasse aller Geschlechtszellen. Dabei befinden sich sehr viele von ihnen in verschiedenen Stadien der Vermehrung. Die Kerne der ruhenden Spermatocyten unterscheiden sich schon durch Aussehen und Größe von denen der Spermatogonien. Sie sind stets regelmäßig rund und bedeutend kleiner. Ihr Chromatin hat das Aussehen eines deutlichen Netzes mit großen Körnern, die durch Hämalaun intensiv blau gefärbt werden. Der Nucleolus wird, wie schon oben gezeigt, durch Fuchsin weniger als durch Hämalaun tingirt.

Jedoch treffen wir solcher ruhenden Spermatocyten im beschriebenen Stadium nur wenige. Die meisten befinden sich entweder in der Vorbereitung zur Theilung oder in Stadien der Theilung, so dass Spermatocyten 2. Ordnung häufig sind. Diese liegen immer paarweise, meist befinden sie sich schon in Stadien der Theilung und dabei am häufigsten paarweise zu je vier Spermatiden (Taf. 29

Fig. 7). Die Zahl der Chromosomen gelang es mir nicht bei der Theilung der Spermatocyten ganz genau zu bestimmen. In einem Falle fand ich in einer Spermatocyte, die sich zur Theilung anschickte, 22 Chromatinabschnitte; da aber das Chromatin hier in der Theilung des Fadens in Chromosomen begriffen war, so ist es klar, dass diese Zahl nicht die volle Anzahl der Chromosomen vorstellen konnte. In anderen Fällen reichte die Zahl der Abschnitte bis an 28 heran, aber auch diese Zahl ist wohl nicht groß genug, weil in Eiern, die sich zur Bildung der 1. Richtungsspindel anschicken, 30 Chromosomen vorkommen. Da diese Zahl die größte unter allen denen war, wo es mir gelang, die Chromosomen zu zählen, so nehme ich sie als typisch für unsere Meduse an.

Dass diese Rechnung in der That richtig war, wurde durch die Zählung der Chromosomen in den Spermatiden bestätigt. So waren in einem Falle von eben vollendeter Theilung einer Spermatocyte 2. Ordnung in einem der Tochterkerne bei oberer Einstellung des Mikroskops deutlich 8 Chromosomen — bei unterer Einstellung aber 6, also im Ganzen 14 zu sehen, eine Zahl, die der Hälfte der oben angegebenen Zahl der Chromosomen der Ovocyten nahekommt.

Die Reifung der Spermien[1]. Die Verwandlung der Spermatiden in reife Spermien habe ich einstweilen nur bei relativ geringer Vergrößerung (Zeiss Immers. $^1/_{12}$ Comp. Ocul. 8) studirt. Sie ist sehr einfach. Nach der eben beschriebenen Theilung der Spermatocyten 2. Ordnung vereinigen sich die Chromosomen des Tochterknäuels sehr innig und verwandeln sich in ein dichtes Netz, das in der runden Spermatide liegt, deren ganzer Körper ebenfalls recht intensiv durch Kernfärbemittel tingirt wird (Taf. 29 Fig. 8). Dieses Chromatinnetz concentrirt sich immer mehr und nimmt das Aussehen eines eckigen verzweigten Körpers an, der auch in diesem Stadium von derselben helleren Zone umgeben wird. Im Innern des verzweigten Körpers treten sich intensiv färbende, glänzende Körner auf, und der Körper selbst wird regelmäßiger oval und bildet hauptsächlich den Körper der Spermien. Jetzt hat er auch das Aussehen eines ovalen Körperchens, das von einer feinen Schicht Plasma mit gezähnten Rändern umgeben ist und ein Häufchen der beschrie-

[1] Ich halte es für nöthig, hier zu bemerken, dass ich bei der Beschreibung des genannten Processes nur die Veränderungen des Chromatins des Kernes erörtere. Das Schicksal der Centrosomen und übrigen Bestandtheile der Spermien bleibt einstweilen unberührt.

benen Körner im Centrum enthält. Er färbt sich sehr intensiv mit Kernfarben, und die Körner haben bei etwas verdunkeltem Sehfelde das Aussehen von fast schwarzen Punkten, die von einer helleren Aureole umgeben sind (bei Tinction mit Hämalaun oder Boraxcarmin). Bei voller Belichtung aber glänzen sie dermaßen, dass sie in ihrem Aussehen sogar an ein Häufchen Krystalle erinnern. Weitere Veränderungen in den Hoden mit Spermien habe ich nicht beobachtet. Im Hinblick darauf aber, dass die Spermien, wie wir bei der Beschreibung der Befruchtung sehen werden, die Form einer kleinen ovalen Zelle haben, halte ich die beschriebenen Spermien für fast reif. Lange Zeit hegte ich Zweifel daran, da schon von METSCHNIKOFF (1886) die Spermien unserer *Cunina* als kleine runde Körperchen mit einem Schwanze beschrieben und abgebildet waren — aber die sorgfältigste Untersuchung der Hoden, die ganz voll Spermien sind, auf Schnitten, sowie die Form der Spermien während der Befruchtung haben mich davon überzeugt, dass meine Beobachtungen richtig waren. Ich glaube, dass METSCHNIKOFF die zufällig in den Hohlraum der *Cunina proboscidea* gerathenen Spermien irgend einer anderen Art für solche derselben gehalten hat, was natürlich vollkommen möglich ist, da er seine Untersuchungen hauptsächlich an lebenden Exemplaren und macerirten Präparaten anstellte.

Mithin sehen wir, dass die Spermien von *Cunina proboscidea* kleine ovale Körperchen sind und ein Häufchen sich sehr stark färbender (durch Kernfarben) und stark glänzender Körner enthalten, die außen von einer dünnen Schicht Plasmas umkleidet sind (Taf. 29 Fig. 19 *sp*).

Die Eierstöcke.

In einem der jüngsten der von mir gesehenen Stadien, das jedoch ausgewachsen war, ist die ganze Dicke des Ectoderms der Subumbrella von ziemlich langen, spindelförmigen Zellen eingenommen (Taf. 29 Fig. 3).

Die kleinen eigentlichen Ectodermzellen findet man nur an der äußersten Oberfläche, die spindelförmigen aber, die die Hauptdicke des Ectoderms bilden, stellen ohne Zweifel Geschlechtselemente dar. Sie liegen einander sehr dicht an, so dass sie von den Seiten zusammengedrückt erscheinen. Das hängt natürlich mit ihrer starken Vermehrung zusammen. Im Übrigen zeigen die Kerne in

diesem Stadium weder Theilungsfiguren, noch Vorbereitungen dazu. Alle befinden sie sich in Ruhe, und ihre Vermehrung hat offenbar aufgehört. Genau genommen ist es, wenn man bloß dieses Stadium vor sich hat, unmöglich zu sagen, ob es Hoden oder Eierstöcke sind, und nur nach Vergleichung mit dem folgenden Stadium wird es klar, dass wir es hier mit einem jungen Eierstock zu thun haben. Im folgenden Stadium (Taf. 29 Fig. 3) ist fast die ganze Dicke der Eierstöcke von ebensolchen spindelförmigen Zellen eingenommen wie im vorhergehenden. An Präparaten von Medusen, die in Sublimat conservirt waren, wie die, nach denen die erwähnten Zeichnungen angefertigt wurden, sind die Grenzen dieser Zellen sehr deutlich; das Plasma erfüllt die ganze Zelle, lässt sich aber nur ziemlich schwach färben und bildet ein Netz mit großen Maschen, die möglicher Weise die Spuren von Vacuolen darstellen, die sich hier im lebenden Zustande befanden. An fast allen meinen Präparaten ließen sich im Plasma dieser Zellen viele sich stark färbende, glänzende Körner bemerken, die aber wohl irgend ein Kunstgebilde darstellen. Die Kerne dieser Zellen sind alle ganz rund. Von ihrem Bau reden wir weiter unten.

Außer den oben beschriebenen Zellen bemerken wir in diesem Stadium ebenfalls dicht an der Stützlamelle ganz andere Zellen. Diese sind rund und haben einen großen ovalen Kern mit deutlichem Nucleolus. Sie liegen in kleinen Gruppen und repräsentiren ohne Zweifel unreife Eier, oder, wie wir gleich sehen werden, Ovocyten 1. Ordnung; an Sublimatpräparaten aber, die mit den üblichen Tinctionsmitteln gefärbt wurden, ist ihr Zusammenhang mit den oben beschriebenen spindelförmigen Zellen unklar; zur Aufhellung dieses Zusammenhangs erweisen sich dagegen als sehr tauglich Medusen, die in Chromsäure mit Spuren von Osmiumsäure conservirt und mit Hämalaun, oder noch besser mit Eisenbrasilin nach Hickson (1900) gefärbt waren.

An solchen Präparaten (Taf. 29 Fig. 4) sehen wir, dass die Kerne aller spindelförmigen Zellen sich fast alle in ein und demselben Stadium befinden. Sie sind alle, wie wir auch oben sahen, rund und erreichen im Durchmesser 0,007 mm; das Chromatin bildet in ihnen ein deutliches Maschenwerk, in dessen Ecken große, eckige Chromatinkörner von unregelmäßiger Form liegen, die mit ihren Ecken in einander fließen. Ein Nucleolus fehlt; in dieser Hinsicht erinnern sie an die Kerne der Zellen des Säugereierstockes, die Winiwarter (1900) für Oogonien hält. Näher zur Stützlamelle

treffen wir zwischen den Zellen mit den oben beschriebenen Kernen etwas größere Zellen, deren Kerne sich außer durch ihre Größe von den vorhergehenden nur dadurch unterscheiden (Fig. 4 *oo*[1]), dass ihr Chromatinnetz grobmaschiger geworden ist, die Chromatinkörner aber selbst kleiner erscheinen. Der Durchmesser dieser Kerne ist 0,01 mm. In diesen größeren ruhenden Zellen finden sich in diesem Stadium viele Theilungsfiguren. Da kein Zweifel darüber herrschen kann, dass zwischen den kleineren und größeren spindelförmigen Zellen ein genetischer Zusammenhang besteht, und da — um vorzugreifen — als Resultat der Theilung der größeren die oben beschriebenen Ovocyten erscheinen, so ist es klar, dass die spindelförmigen Zellen die letzte Generation der Oogonien repräsentiren. Letztere theilen sich, nachdem sie eine gewisse Größe erreicht haben, und verwandeln sich in Ovocyten 1. Ordnung. Die eigenthümliche ausgezogene Form der Oogonien wird, wie ich schon andeutete, durch ihre starke Vermehrung auf relativ kleinem Raume erklärt.

Indem ich nun die letzten Theilungsphasen der Oogonien und die Verwandlung der Kernproducte dieser Theilung in das Stadium, das Häcker (1895) das Stadium der Keimbläschen nannte, zu beschreiben mich anschicke, bemerke ich vorher, dass meine Beobachtungen nur auf die Veränderungen des Chromatins des Kerns und des Nucleolus Bezug haben. Das Achromatin ließ ich vollkommen unberührt. Die Veränderungen des Chromatins repräsentiren die folgerichtigen Stadien der Telophase der Theilung der letzten Generation der Oogonien. Ich bleibe bei ihrer Beschreibung deshalb stehen, weil sie sich einigermaßen von den entsprechenden Stadien der Theilung der somatischen Zellen unterscheiden und außerdem uns den Schlüssel zum Verständnis der Ovocyten bieten.

Taf. 29 Fig. 4 zeigt einige Tochterzellen von den sich getheilt habenden Oogonien; ihre Kerne haben noch keine Umhüllung. Die Chromosomen in ihrem Innern liegen sehr eng, sind aber klar unterscheidbar. Im Vergleich zu den Chromosomen der Oogonien, die sich zur Theilung anschicken, sind sie sehr kurz und dick. Im folgenden Stadium (Fig. 11), das bei etwas stärkerer Vergrößerung dargestellt ist, sehen wir, dass die Theile der Chromatinfäden, die ich auch hier für den Chromosomen entsprechend halte, da ihr Zusammenfließen zu einem Knäuel oder Netz ohne Zweifel nicht zu beobachten ist, schon ein ganz anderes Aussehen haben. Vor Allem liegen sie frei, weit von einander entfernt; ferner haben sie eine

sehr charakteristische Form, die sehr der von Rabl seiner Zeit (1885, Taf. 9 Fig. 25) beschriebenen in den Zellen der Epidermis von Salamanderlarven ähnelt.

An ihren Rändern sind sie gleichsam wie mit einem ganzen Walde von dünnen fadenähnlichen Auswüchsen besetzt; dabei vereinigen sich offenbar einige der nebeneinander liegenden Auswüchse zu einem Netze. Doch — und das erscheint am interessantesten — zeigen diese Chromosomen schon jetzt Bilder des sehr deutlichen Zerfalles in die sogenannten Pfitzner'schen Körperchen oder in kleine Chromatinkörnchen. Besonders weit ist dieser Zerfall bei einem Kern gediehen, wo wir schon einige Körnchen sehen, die abgetrennt liegen. Er geht in den ferneren Stadien immer weiter (Fig. 12), so dass zuweilen statt der Chromosomen sich Reihen und Gruppen von Körnern in sehr merkwürdiger Anordnung zeigen. Fadenähnliche Auswüchse, wie sie vom vorhergehenden Stadium beschrieben wurden, sind hier nicht zu bemerken, dafür aber zwischen den Körnchen sehr schwach tingirte Balken. Letztere bilden natürlich das Liningerüst des Kerns und sind bei meiner Tinctionsmethode fast gar nicht zu bemerken. Die Chromatinkörnchen nehmen an Zahl stetig zu und werden dabei kleiner, was am wahrscheinlichsten durch Zerfall der größeren zu erklären ist. Dieses Kleinerwerden und Zerstreuen der Körnchen geht immer weiter. Zugleich erscheint später (Fig. 13) im Kern ein größerer Körper, der gleichsam von einer ganzen Gruppe eng verbundener Körnchen gebildet wird; wir wollen hier vorwegnehmen, dass er den Hauptnucleolus repräsentirt, der also in unserem Falle aus den zerfallenen Chromosomen gebildet wird und sich bei Färbung mit Eisenbrasilin oder Boraxcarmin nicht von den übrigen Körnern unterscheidet. In Figur 13 ist diese Zusammensetzung des sich bildenden Nucleolus sehr deutlich, zugleich ist erkennbar, dass mit dem Nucleolus Chromatinkörnchen von höchst unregelmäßiger Form in Verbindung stehen. Diese sind offenbar entweder noch nicht vom Nucleolus absorbirte Chromatinkörner, oder Reste, die sich in irgend welcher Beziehung von den Körnern unterscheiden, die in jenen aufgingen. Im folgenden Stadium, wo schon der klar individualisirte Nucleolus zu sehen ist, ist das ganze Chromatin in Reihen, oder besser gesagt, in Art eines Netzes von sehr feinen, aber noch deutlich sichtbaren Körnern (Fig. 14) vertheilt. Der Nucleolus ist in diesem Stadium von dem Netze der Chromatinkörner durch eine helle Zone getrennt. Offenbar ist seine Bildung hier schon beendet, und so erscheint er hier compacter.

Aber das ist nicht immer so; oft kann man noch in viel späteren Stadien den Nucleolus aus einem Häufchen deutlicher Körnchen bestehen sehen. Der Inhalt des Kerns einer schon fertigen Ovocyte hat aber das Aussehen einer feinkörnigen Masse, in der 1—3 runde Nucleoli liegen (Taf. 29 Fig. 9*oc* im Ectoderm).

Der Körper der Ovocyte hat in diesem Stadium noch nicht die runde oder eiförmige Gestalt. Das Plasma, das den Kern in geringer Menge umgiebt, ist nur sehr selten regelmäßig abgerundet, sondern bildet gewöhnlich ziemlich große, breite Lappen. Dieser Umstand steht natürlich damit in Verbindung, dass die Zellen noch den Übergang durch die Stützlamelle vollenden und dann, schon im Entoderm, die endgültige für Eier charakteristische Gestalt annehmen müssen. Der Übergang einer solchen Zelle ist auf Taf. 29 Fig. 10 dargestellt.

Nachdem wir so die Verwandlung der Tochterzellen des letzten Stadiums der Oogonien in Ovocyten betrachtet haben, ist es interessant, diesen Process, der ja die Telophasen der letzten Oogonientheilung darstellt (Strasburger, 1875), mit dem der Theilung gewöhnlicher somatischer Zellen zu vergleichen. Dass wir zuerst einen compakteren Knäuel von Tochterchromosomen beobachteten, der sich dann lockerte, stellt keine Besonderheit dar, da eine ähnliche Folge in neuerer Zeit, z. B. von Korschelt (1895) bei der Theilung der Eier von *Ophryotrocha*, beschrieben worden ist. Der Zerfall der Chromosomen in Körner repräsentirt ebenfalls nichts Charakteristisches, denn ihre Zusammensetzung aus Körnern ist schon vor relativ langer Zeit von Balbiani (1876) beschrieben worden, ferner von Pfitzner (1881) und Anderen. Als sehr wesentliche Besonderheit erscheint aber der Umstand, dass die Chromosomen sehr früh in Körner zerfallen, ohne ein Chromatinnetz zu bilden, wie das für somatische Zellen schon von Flemming (1882) beschrieben und abgebildet ist, und dann von fast allen Autoren, die über Zelltheilung schrieben. In unserem Falle sahen wir im Gegentheil, dass noch vollständig individualisirte Chromosomen schon das Bild endgültigen Zerfalles in Körner oder Pseudonucleolen boten. Ebenso sahen wir bei weiterer Entwickelung des Kernes der Ovocyte, dass ein Chromatinnetz, wie es gewöhnlich dargestellt wird, mit unregelmäßigen Ansammlungen von Chromatin in den Maschenwinkeln, hier gar nicht entwickelt wird. Ein Theil des Chromatins verwandelt sich in eine einförmige feinkörnige Masse, ein anderer Theil aber concentrirt sich in Form eines Nucleolus. Von der mög-

lichen theoretischen Bedeutung dieser Erscheinung will ich an anderer Stelle reden; hier möchte ich nur noch auf die Ähnlichkeit dieses Nucleolus in den Ovocyten von *Cunina proboscidea* mit dem Hauptnucleolus (Plastin-Nucleolus) in den Blastomeren von *Ophryotrocha* (nach Korschelt, 1895) hinweisen. In beiden Fällen erscheint er als eine Anhäufung von Chromatin an einer bestimmten Stelle des Kernes. Außerdem beschrieb Strasburger (1888) eine ähnliche Bildung des Nucleolus bei Pflanzen, und nach Meunier sammelt sich sogar bei *Spirogyra* das ganze Chromatin im Nucleolus; in neuester Zeit aber wurde eine solche Concentration des Chromatins von Hartmann (1902) im Ei von *Asterias* und von Lubosch (1902) bei *Petromyzon fluviatilis* beschrieben. In Anbetracht dessen erlaube ich mir die Vermuthung auszusprechen, ob diese Art der Erscheinung des Nucleolus nicht allen Zellen der lebenden Organismen gemeinsam ist.

Indem ich jetzt das Facit aus den obigen Angaben ziehe, gelange ich zu dem Resultat, dass nach der Vertheilung seines Chromatins der ruhende Kern der Ovocyten 1. Ordnung von *Cunina proboscidea* sich wesentlich von den ruhenden Kernen der somatischen Zellen dadurch unterscheidet, dass hier das Chromatinnetz gänzlich fehlt, und das ganze Chromatin theils eine feinkörnige Masse bildet, theils sich im Nucleolus ansammelt.

Die chemische Zusammensetzung dieser Theile wurde von mir begreiflicher Weise nicht in Betracht gezogen, sondern ich untersuchte den Bau des Chromatins nur vom morphologischen Standpunkt aus.

Die Entwickelung des Eies im Entoderm. Die Reifung.

Nach seinem Durchgang durch die Stützlamelle aus dem Ectoderm ins Entoderm beginnt das Ei sich sehr schnell zu vergrößern. Hierbei wachsen einige Eier, die offenbar unter besonders günstige Verhältnisse geriethen, viel mehr als die andern und beginnen hier ihre weitere Entwickelung. Mit dem Größerwerden verändert sich auch sehr bedeutend der Bau des Eies. Das Plasma, das vorher, wie wir sahen, den Kern in unregelmäßiger, hüllenloser Schicht umgab und nur sehr wenig entwickelt war, wird jetzt von den umgebenden Zellen des Entoderms (Taf. 29 Fig. 9 *oc*) durch eine deutliche Hülle abgegrenzt. Das Ei nimmt eine regelmäßige ovale oder sogar runde Gestalt an. Der Umfang der Plasmaschicht ist

jetzt schon sehr ansehnlich. Das Plasma der in Chromsäure oder Sublimat conservirten Objecte zeigt auf den Schnitten einen körnigen Bau, dabei trifft man in der allgemeinem mehr feinkörnigen Masse immer auch viele größere Körner an. Doch füllt das Plasma auf den Schnitten nie die ganze Contour des Eies aus, sondern ist im Innern der Hülle in Gestalt von Flocken vertheilt.

Bedeutend sind auch die Veränderungen, die der Kern des Eies erleidet, und die neuerdings in der Litteratur die Bezeichnung »Reifung des Kernes« im eigentlichen Sinne erhalten haben, während die Ausscheidung der Richtungsbläschen in diesem Falle nur das Ende dieser Reifung vorstellt.

Indem ich zur Beschreibung der Veränderungen des Kernes der Ovocyte vor der Ausscheidung der Richtungsbläschen übergehe, halte ich es nicht für überflüssig, einen Umstand hervorzuheben, der sehr klar von Born (1899) dargelegt, später aber in der dieser Frage gewidmeten Litteratur nicht scharf genug betont wurde. Alle diese Veränderungen werden gewöhnlich als etwas Besonderes, vollkommen Selbständiges beschrieben, während sie doch in Wirklichkeit nur Stadien der Prophase oder Vorbereitungen des Chromatins zur Bildung der Richtungsspindeln darstellen, die nur sehr eigenthümlich verlaufen, ähnlich den oben beschriebenen Telophasen der letzten Theilung der Oogonien. Die ersten Erforscher dieser Processe, wie z. B. Born (1894), erkannten diesen Umstand klar, und der genannte Autor betrachtet ihn bei den Amphibien sogar als ein Stehenbleiben des Chromatins des Eikernes im Stadium eines Knäuels, das durch die in dieser Periode stattfindende Anhäufung von Dotter bedingt wird. Es ist begreiflich, dass bei der riesigen Lebensthätigkeit der Eizelle, die bei so dotterreichen Eiern der Amphibien während der Anhäufung des Dotters stattfindet, auch der Kern nicht gleichgültig bleibt. In ihm müssen, außer den Processen, die ausschließlich mit den Veränderungen des Chromatins vor der Bildung der Chromosomen der Richtungsspindel verknüpft sind, Veränderungen vor sich gehen, die mit der Anhäufung des Dotters zusammenhängen. Ob es hierbei auch zu einer Scheidung des Chromatins in Idiochromatin und Trophochromatin kommt, wie Lubosch (1903) voraussetzt, ist auch nach den Untersuchungen dieses Autors schwer zu sagen. Ohnehin bedarf man einer solchen Voraussetzung wohl gar nicht. Das Chromatin und die anderen Componenten des Kernes sind nur Theile des Zellplasmas, und ihr Zustand muss stets dem des Plasmas der ganzen Zelle entsprechen. Die Processe, die wir

während der Eireifung beobachten, sind nur der Ausdruck der gegenseitigen Beeinflussung des Plasmas und Kernes, und die verschiedene Färbung dieser oder jener Körnchen des Chromatins beweist nur ihren verschiedenen Zustand. Ohne hier näher auf die Entwickelung dieses Gedankens einzugehen, da ich hierzu in einer anderen Arbeit komme, weise ich nur darauf hin, dass diese Wechselwirkung einerseits in der Erneuerung des Bestandes der Chromosomen vor der neuen Generation der Zellen, andererseits in der Theilnahme des Kernes an der Anhäufung von Nährmaterial im Eiplasma besteht. Es ist begreiflich, dass bei kleinen, dotterarmen Eiern der erste Process weniger durch den zweiten verdunkelt wird; daher sind zum Studium dieses Processes die kleinen Eier von *Cunina*, trotz anderer Unbequemlichkeiten, wie z. B. der Nothwendigkeit, sie auf Schnitten durch ganze Medusen zu suchen u. s. w., im Allgemeinen recht geeignet.

Nunmehr schreite ich zur Beschreibung der Veränderungen am Kernchromatin bei der Eireifung und erinnere an den Bau des Kernes der Ovocyte, die wir im Moment ihres Durchganges durch die Stützlamelle verließen. Wie wir sahen, war im Kern der Ovocyte 1. Ordnung das ganze Material der Chromosomen der vorausgehenden Theilung im großen runden Nucleolus und in der feinkörnigen Masse, in der weder ein Netz, noch größere Körner zu unterscheiden waren, enthalten. Wie wir unten sehen werden, nimmt diese feinkörnige Masse später keinen direkten Antheil an der Bildung neuer Chromosomen, sondern liefert vielleicht nur indirekt Material dazu. Somit können wir sagen, dass das ganze Chromatin des Ovocytenkernes im Hauptnucleolus (Plastin-Nucleolus von R. Hertwig) angesammelt ist, und in dieser Beziehung erinnern die Ovocytenkerne unserer Meduse, wie ich schon oben nachwies, an die Zellkerne von *Spirogyra* nach Meunier (1887) und an die Eikerne von *Asterias glacialis* nach Hartmann (1902) und *Petromyzon fluviatilis* nach Lubosch (1902).

Die ersten Veränderungen im Bau des Kernes, die schon in den Eierstöcken beginnen, bestehen darin, dass statt eines Hauptnucleolus 1 oder 2 Nucleoli erscheinen, die jenem vollkommen gleichen, nur etwas kleiner sind (Taf. 29 Fig. 9). Mehr als 2 solche Nucleoli findet man nie. Bei größerer Anzahl werden sie immer kleiner und haben keine so regelmäßige Gestalt; diese kleinen Nucleoli bezeichne ich als secundäre Nucleoli.

Die Entstehung der ersten zwei größeren Nucleoli ist mir nicht

ganz klar geworden. Nach Analogie mit den secundären nehme ich an, dass auch sie durch Ausscheidung aus dem Hauptnucleolus entstehen.

Das weitere Schicksal dieser ersten Generation der Nucleoli besteht darin, dass sie in kleinere secundäre zerfallen. Es ist richtig, dass ich auch auf Bilder des Austrittes von Nucleolis 1. Generation aus dem Kerne stieß, aber in Folge der Unklarheit der Kernhülle an solchen Präparaten kann ich das nicht entschieden behaupten. Dagegen sind Bilder des Zerfalles oder sogar, nach seiner Regelmäßigkeit zu schließen, die Theilung dieser Nucleolen unbedingt zu constatiren. Einige dieser Bilder sind in den Fig. 15—18 dargestellt. Wir sehen, dass die Nucleoli der 1. Generation hier in einige secundäre zerfallen, wobei die Paare sich noch nicht ganz von einander getrennt haben. Außerdem sehen wir in Fig. 15 statt des Hauptnucleolus ein ovales Körperchen mit deutlicher Hülle und einem Chromatinkörnchen von unregelmäßiger Form. Wir haben hier offenbar den weiteren Zerfall des Hauptnucleolus in kleinere secundäre Nucleoli vor uns. Ähnliche, relativ seltenere Bilder erinnern einigermaßen an den Zerfall des Nucleolus der Nährzellen bei *Culex* und *Anopheles* nach Kulagin (1901). In den Eiern unserer Meduse geht die Bildung secundärer Nucleoli öfter auf anderem Wege vor sich, wie z. B. in Fig. 16 zu sehen ist: hier sind schon sehr viele secundäre Nucleoli vorhanden, dabei aber ein Hauptnucleolus, der indessen jetzt viel schwächer gefärbt ist. In engem Zusammenhange mit ihm, von ihm sich gleichsam abtrennend, liegen einige secundäre Nucleoli. Mit Rücksicht darauf, dass ich diese Bildung secundärer Nucleoli sehr oft an Schnitten beobachtete, den Zerfall dagegen, wie er in Fig. 15 dargestellt ist, viel seltener, nehme ich an, dass die secundären Nucleoli aus dem Hauptnucleolus normal durch Ausscheidung, nicht durch Zerfall oder Theilung hervorgehen.

Neben dem Erscheinen secundärer Nucleolen werden im Kern andere Veränderungen bemerkbar. Die oben beschriebene gleichförmige, feinkörnige Masse färbt sich jetzt viel heller und nicht so gleichmäßig; der Inhalt des Kernes gewinnt das Aussehen von Flocken und Fäden (Fig. 17). Später wird die Zahl der secundären Nucleolen immer größer, zugleich damit erscheinen im Plasma Körner, von denen einige (Fig. 16) bei Tinction mit Boraxcarmin oder Eisenbrasilin sich durch nichts von secundären Nucleolen unterscheiden, während andere die Form von Vacuolen haben. Bei den letzteren ist nur die Hülle und eine Seite tingirt, welche die Form eines Halbmondes

hat: ihr Inhalt ist aber farblos. Bei der Tinction mit Jodgrün (nach Boraxcarmin, Obst, 1899) und Methylgrün bleiben die Nucleoli im Plasma grellroth, die secundären Nucleolen und Reste des Hauptnucleolus nehmen eine mattviolette Färbung an. In früheren Stadien aber, wo im Kern nur 1 oder 2 Hauptnucleoli existiren, färben diese sich blau mit kaum merkbarem rothem Anfluge, während der übrige, körnige Inhalt des Kerns einen braunrothen Ton annimmt. Es ist interessant, dass die Chromosomen der sich theilenden Oogonien in den Eierstöcken bei solcher Tinction dunkelblau werden. Dieser Unterschied der beschriebenen Elemente im Verhalten zu den Farbstoffen hat — wie wir sehen — auch fernerhin sehr große Bedeutung.

In den weiteren Stadien wird die Zahl der Körner im Plasma immer größer, im Kern aber immer kleiner und kleiner; der Hauptnucleolus bleibt sehr lange bis zum Auftreten deutlicher Chromosomen sichtbar (Fig. 18). Diese Wechselbeziehung zwischen der Zahl der rothen Körner im Plasma und der secundären Nucleolen im Kern hängt offenbar von der Ausscheidung der Substanz der letzteren aus dem Kern ab. Ein directes Austreten secundärer Nucleolen habe ich nie beobachtet und glaube sogar, dass es auch gar nicht stattfindet. Viel wahrscheinlicher lösen sich die secundären Nucleolen auf, und in das Plasma geht nur die Substanz über, aus der sie aufgebaut waren, natürlich in veränderter Gestalt.

Wie dem auch sei — Eins erscheint außer Zweifel, dass das Material, aus dem die Ovocytenchromosomen bestanden, nach besonderen Veränderungen ins Eiplasma übergeht. In wie vollkommenem Maße dies stattfindet, ist sehr schwer zu sagen.

Was den übrigen Inhalt des Kernes anbelangt, der sich — wie wir oben sahen — aus einer gleichförmigen feinkörnigen in eine gröbere flockige Masse verwandelte, so nimmt er in weiteren Stadien das Aussehen einer sich schwach färbenden gleichförmigen Grundsubstanz an, die die secundären Nucleolen umgiebt. Mit dem Erscheinen der Chromosomen aber ist er nicht mehr deutlich erkennbar.

Das von mir oben beschriebene Verschwinden der secundären Nucleolen aus dem Kern und das gleichzeitige Erscheinen besonderer Körner im Plasma kann in keinem Falle mit dem von vielen Autoren erwähnten Austreten von Nucleolen aus dem Kern in das Plasma verglichen werden. Um Missverständnisse zu vermeiden, wiederhole ich hier nochmals, dass ich ein directes Austreten secun-

därer Nucleolen niemals beobachtete. Aber außerdem unterscheiden sich, wie wir sahen, die Körner im Plasma im Aussehen und im Verhalten zu den Färbemitteln stark von den secundären Nucleolen, so dass auch in dieser Hinsicht keine solche Analogie zwischen diesen Gebilden besteht, wie z. B. nach Häcker (1892) zwischen dem Hauptnucleolus der Eier von *Aequorea* und dem Körper, der im Plasma nach dem Verschwinden der ersteren aus dem Kerne erscheint. Außerdem gelang es mir, wie ich auch schon oben andeutete, nicht, das vollständige Verschwinden der Nucleolen zu beobachten.

Die nun folgenden Veränderungen des Kerns werden dadurch charakterisirt, dass die secundären Nucleolen eine unregelmäßigere eckige Gestalt annehmen und alle an die Peripherie des Kerns treten. Der übrige Inhalt des Kerns lässt sich in diesen Stadien noch weniger färben. Die Nucleolen nehmen bei der Tinction mit Jodgrün nach Boraxcarmin einen deutlich bläulichen Ton an, und hierdurch unterscheiden sich diese Stadien sehr stark von den früheren.

Allmählich wächst die Zahl der Nucleolen sehr bedeutend. Sie füllen jetzt schon den ganzen Kern aus, und hier findet offenbar eine ebensolche Wanderung derselben von der Peripherie zum Centrum statt, vielleicht auch umgekehrt, wie sie Carnoy & Lebrun (1897) in den Eiern von Amphibien beschrieben. Stadien, die dem Centralkörper Born's entsprechen, habe ich nicht beobachtet. Als charakteristischer Unterschied der Nucleolen in diesem Stadium von den oben beschriebenen Stadien des Zerfalls des Hauptnucleolus erscheint, außer dem erwähnten Verhalten zu den Farbstoffen, ihre unregelmäßige Form, die verschiedene Größe und das offenbare Bestreben, sich in Fäden aneinander zu reihen. Letzterer Umstand tritt besonders klar in den Stadien hervor, die schon unzweifelhaft als Vorstadien zur Bildung der 1. Richtungsspindel erscheinen (Taf. 29 Fig. 19).

Wir sehen hier schon den Anfang zur Bildung des Chromatinfadens. Die Nucleolen ordnen sich in sehr regelmäßige Reihen, und obwohl auch gesondert liegende beobachtet werden können, so sind deren doch nur sehr wenige.

Wenn wir nun aus den obigen Angaben das Facit über die Veränderungen im Bau des Chromatins des Eikerns während der Reifung ziehen, so können wir kurz sagen, dass von einer Bewahrung der Individualität der Chromosomen unserer Meduse nicht

die Rede sein kann, da schon in der Ovocyte die letzteren in Nucleolen zerfallen, ohne sich vorher zu einem Netz zu vereinen. Später erleiden die Nucleolen sehr complicirte Veränderungen, entfernen sich vielleicht sogar aus dem Kern und treten dann in verändertem, sozusagen erneuertem Zustande an die Bildung neuer Chromosomen heran. Diese Veränderungen der Nucleolen, die für einen lebhaften Austausch zwischen Kern und Plasma zeugen, bestehen hauptsächlich in der Concentration des Chromatins im Hauptnucleolus, dem secundären Zerfall des Nucleolus und einer neuen Vermehrung der secundären Nucleolen an der Kernperipherie.

Die Bildung der Richtungskörper.

Hier wäre zunächst zu bemerken, dass es mir nicht gelang, die Bildung der Richtungskörper und die Befruchtung ganz zu beobachten, obwohl ich 17 Schnittserien mit im Ganzen etwa 6000 Schnitten durchmusterte. Offenbar vollziehen sich diese Vorgänge bei unserer Meduse sehr schnell, ihre Stadien zu erfassen ist deshalb sehr schwer. Überhaupt geht die ganze weitere Entwickelung von *Cunina* sehr schnell vor sich, denn im Laufe der kurzen Zeit, während deren diese Meduse im Golf von Neapel gefangen werden konnte, kamen alle Stadien ihrer Entwickelung vom Ei bis zur erwachsenen Larve im inneren Magenraum der Mutter vor. Dennoch folgt auch aus dem, was mir zu beobachten vergönnt war, dass bei unserer Meduse ganz normal die Ausscheidung von zwei Richtungskörpern und die Befruchtung des Eies durch Spermien stattfindet.

Wir verließen das Ei in einem Stadium, wo sein Chromatin sich zu einem Faden zusammenzufügen begann. Ob sich hierbei ein ununterbrochener Faden bildet, oder nur mehr oder weniger bedeutende Abschnitte, ist schwer zu sagen. Später findet man schon vollkommen entwickelte Chromosomen. In einem Fall, wo der Kern des Eies sehr gleichmäßig in zwei Hälften zerschnitten war, ließ sich die Zahl der Chromosomen genau auf 30 feststellen (Fig. 20). Diese Zahl halte ich, wie schon oben angedeutet, für die der wahren Anzahl von Chromosomen bei unserer Meduse nächste. Im beschriebenen Stadium war ihre Bildung schon beendet, da sie fast alle von gleicher Größe und deutlich von einander geschieden waren. Aber ihre Zusammensetzung aus Körnern war noch erkennbar; doch fehlte eine Längsspaltung, und es war eher unter ihnen das Bestreben bemerkbar, sich paarweise zu gruppiren. In späteren

Stadien (Fig. 21), wo die Chromosomen ihre Zusammensetzung aus Körnern nicht mehr verrathen, ist diese Paarigkeit noch deutlicher. Die Chromosomen, die das Aussehen von Halbringen und S-förmigen Streifen haben, vereinigen sich erst mit dem einen, dann mit dem anderen Ende und bilden so Ringe. Auf unserer Abbildung sieht man sehr klar diese Ringbildung aus zwei Chromosomen. Dass wir hier nicht das Auseinandertreten zweier Längshälften eines längsgespaltenen Chromosoms vor uns haben, erhellt daraus, dass auf unserer Zeichnung neben den Ringen ganze, ungespaltene und nicht paarweise vereinigte Chromosomen zu sehen sind. Hierbei erscheinen aber letztere meist so gebogen, wie die Hälften der Ringe. Außerdem haben wir hier Chromosomen, die sich nur an dem einen Ende zu Paaren vereinigt haben, so dass der Ring nicht vollkommen geschlossen ist. Beim Auseinandertreten der Längshälften wären die Ringe eher von Hause aus geschlossen.

Im Hinblick hierauf glaube ich, dass die Bildung von Ringen bei unserer Meduse durch Verschmelzen zweier Chromosomen vor sich geht, nicht durch Längsspaltung eines doppelten Chromosoms, also nicht so, wie nach VOM RATH (1891) bei den Spermatocyten 1. Ordnung von *Gryllotalpa*, wo auch eine Ringbildung stattfindet, sondern eher derart, wie es zuerst HENKING (1891) abbildete und beschrieb. Nach diesem Autor bilden in den Spermatocyten 1. Ordnung die Chromosomen 12 Ringe; da dieses aber die Hälfte der Chromosomenzahl einer Spermatogonie ist, und die Ringe dann von Neuem in 24 Chromosomen zerfallen, so ist ersichtlich, dass sie sich durch Vereinigung je zweier Chromosomen bildeten.

Indem wir uns dem weiteren Schicksal der so gebildeten Ringe zuwenden, sehen wir auf derselben Zeichnung (Fig. 21), dass sie später bedeutend an Größe abnehmen; dabei verschwinden gleichzeitig die Grenzen zwischen den sie bildenden Chromosomen, und letztere werden ungleichmäßig verdickt. Jeder der drei hier abgebildeten Ringe zeigt vier verdickte Stellen und erhält so das Aussehen eines Vierecks. Wir haben hier offenbar den gewöhnlichen Gang der Bildung von Vierergruppen aus den Ringen vor uns, die schon von den Eiern sehr vieler Thiere beschrieben worden ist. Dass sich hier wirklich Vierergruppen von Chromosomen bilden, wird auch aus der Beschreibung der Richtungsspindel klar, zu der wir gleich übergehen.

Indem wir jetzt alles oben Gesagte über die Bildung der Ringe recapituliren, sehen wir, dass die Vierergruppen bei unserer

Meduse sich durch zweimaligen Querzerfall der Ringe, oder, was dasselbe ist, zweier Chromosomen bilden. Eine Längsspaltung wurde gar nicht beobachtet. Von diesen zwei Quertheilungen ist die eine sehr wahrscheinlich nur ein Auseinandergehen der Chromosomen in den Punkten ihrer früheren Vereinigung, die andere ihre Halbirung. Wenn sich das so verhält, so kommt jedes Chromosom des reifen Eies qualitativ einem halben Chromosom einer Oogonie gleich, und bei unserer Meduse findet offenbar nach Ausscheidung der Richtungskörper eine Reduction (im Sinne Weismann's) nicht nur der Masse des Chromatins, sondern auch seiner Qualität statt.

Was die Ausscheidung der Richtungskörper anlangt, so gelang es mir nur, die 1. Richtungsspindel zu beobachten (Fig. 22). Letztere ist ein wenig excentrisch gelegen. Sie hat eine sehr regelmäßige Gestalt, aber Centrosomen und Polsphären waren an meinen Präparaten nicht zu bemerken. Die Chromosomen befanden sich eben im Stadium der Äquatorialscheibe und sahen ganz anders aus, als die der Oogonien: sie hatten die Form kleiner länglicher Körner, die in den vier Ecken des Quadrats vertheilt waren, wie das besonders klar auf der einen Seite der Zeichnung zu sehen ist. Diese Vertheilung beweist offenbar, dass die Chromosomen hier Viergruppen bildeten, wovon natürlich auch ihre geringe Größe abhing.

Mein folgendes Stadium ist auf Taf. 29 Fig. 23 dargestellt. Wir sehen hier sehr gut zwei Richtungskörper, die ganz am Rande des Eies liegen, sogar in einer Vertiefung desselben. Das größere Körperchen, offenbar das erste, ist unregelmäßig rund, fast dreieckig; das kleinere ist auch nicht ganz rund. Die Hülle ist bei beiden sehr deutlich; das größere hat ein ziemlich intensiv sich färbendes Plasma und einen sehr dunklen Kern; das kleinere besteht fast ganz aus Chromatin. Der Eikern befindet sich hier offenbar noch im Stadium des Tochterkerns; eine Hülle ist nicht zu bemerken, und die Chromosomen sind deutlich.

Später kommt der Eikern vor der Befruchtung ins Stadium voller Ruhe. Hierbei wächst er stark und erreicht, aber wohl nicht immer, sondern nur in einigen Fällen, fast die frühere Größe (Fig. 24♀). Der abgebildete Schnitt ist auch in der Beziehung interessant, dass das Ei gerade im Moment des Eintretens eines Spermiums betroffen wurde. Außerdem sehen wir hier beide Richtungskörper, die bei ihrer Ansicht von oben viel regelmäßiger rund erscheinen, als von der Seite, wie sie oben beschrieben waren.

Die Befruchtung.

Die Spermien haben, wie wir das oben sahen, die Gestalt kleiner ovaler Körper, in denen ein Häufchen stark glänzender Körner liegt. Genau solche Zellen kann man massenhaft im Körper geschlechtsreifer Weibchen beobachten. Besonders leicht kann ihre Anwesenheit in der Gallerte bemerkt werden, wo sie stellenweise massenhaft auftreten. Im Entoderm sie zu entdecken, ist viel schwieriger, natürlich wegen ihrer geringen Größe. Die Befruchtung geht auch wahrscheinlich so vor sich, dass die Spermien in den Körper des Weibchens hineindringen und darin bis zur Begegnung mit einem Ei umherirren, das, wie oben beschrieben, die ersten Stadien seiner Entwicklung im Entoderm des Gastrovascularraumes durchläuft. Die Spermien wurden wohl auch von Metschnikoff (1886) für umherwandernde Sporen angesehen. Hieraus wird es begreiflich, dass dieser Autor versichert, dass vor der weiteren Entwickelung zwei Sporen sich mit einander vereinigen: offenbar hatte er Fälle von Befruchtung vor sich. Was Metschnikoff's andere Behauptung angeht, dass er auch im Körper der Männchen Wanderzellen sah, so ist dies nach meinen Beobachtungen unbedingt ein Irrthum. Im Körper der Männchen bemerkte ich nie Wanderzellen. Zweifellos wurde Metschnikoff hier dadurch in die Irre geführt, dass er für Spermien einer Meduse zufällig im Innern nicht ganz reifer Weibchen angetroffene Spermien irgend eines anderen Thieres und so diese Weibchen für Männchen hielt. Diese Beobachtung, wie die Behauptung Metschnikoff's, dass seine Wanderzellen sich sehr energisch durch Theilung vermehren, scheint mir durch seine Untersuchungsweise erklärbar, da er sich fast ausschließlich an lebende Thiere oder macerirte Präparate hielt. Für eine Theilung der Wanderzellen sah er offenbar die Theilung der Geschlechtszellen in den Eierstöcken und Samenbehältern an. In diesen Organen begegnet man, wie wir oben sahen, vielen Theilungsfiguren, aber im Körper der Meduse selbst werden solche höchst selten beobachtet. Ja sogar bei der Theilung des Eies, von der noch weiter die Rede sein soll, und zur Zeit der weiteren Entwicklung der Larve gelang es mir nur selten, Theilungsfiguren zu sehen, trotz der bedeutenden Zahl der von mir studirten Schnitte (6000). Die letzten Theilungsfiguren, die ich im Körper der Meduse antraf, außer in den Geschlechtsorganen, waren einige Fälle der Richtungsspindel, von denen der eine oben beschrieben ist, und einiger Spindeln der

ersten Furchungen. Offenbar gehen die Theilungen des Eies und der Larvenzellen sehr schnell vor sich, während die Stadien der Ruhe gewöhnlich länger dauern. Daher hat man beim Conserviren viel eher Gelegenheit, die letzteren zu erhalten, nicht die ersteren. Die Erklärung dieses Umstandes liegt darin, dass das Ei unserer Meduse sehr klein ist, so dass, um eine ziemlich große Larve zu liefern, die Furchungszellen stark wachsen müssen. Es ist daher begreiflich, dass die Ruhestadien länger dauern, da während ihrer das Wachsthum der Zellen stattfindet.

Nach dieser für die Klarheit des weiter Dargelegten nöthigen Abweichung kehren wir zur Beschreibung der Befruchtung zurück.

Die Spermien erleiden, nachdem sie in den Körper des Weibchens, hauptsächlich in das Entoderm und die Gallerte eingedrungen sind, einige Veränderungen. Sie werden gewöhnlichen Zellen ähnlicher. Ihr Plasma färbt sich nicht mehr so intensiv und gleichmäßig. Der Kern jedoch bewahrt seinen früheren Charakter, d. h. er hat das Aussehen eines ovalen Körperchens, worin man auch jetzt noch ein bis mehrere dunklere Körnchen bemerkt, die jedoch schon viel mehr an Nucleoli erinnern (Taf. 29 Fig. 19 *sp*). In der Gallerte alter Weibchen, deren Gastrovascularraum schon viele erwachsene Larven enthält, sind oft ebenso wie die eben beschriebenen Spermien solche zu sehen, die offenbare Anzeichen des Zerfalls zeigen. In ihrem Plasma erscheinen große Vacuolen, und das Plasma selbst bleibt nur als schmale Schicht um die Vacuole erhalten.

Nach dem Eindringen in das Ei hat das Spermium zuerst das Aussehen eines kleinen Ergänzungskerns mit Nucleolus, wie das sehr gut auf der schon oben beschriebenen Zeichnung (Fig. 24) zu sehen ist, welche einen Querschnitt durch ein Ei darstellt, der gerade die Hälfte traf, an der die Richtungskörperchen lagen.

Im folgenden Stadium, das mir zu beobachten gelang, unterschied sich das Spermium nur noch sehr wenig vom Eikern. Nur seine Lage näher zum Rande des Eies hin, besonders aber die ovale Form, die an seine frühere Gestalt erinnerte, ließ in ihm den männlichen Pronucleus erkennen. Beide Pronuclei befanden sich in der Ruhe. Ihr Chromatin war in Form eines Netzes vertheilt mit darin zerstreuten unregelmäßigen großen Chromatinkörnchen. Dabei war das Netz des Spermiums viel feinkörniger, und an dem einen Ende bemerkte man ein intensiv gefärbtes Körnchen, das an den Haupt-

nucleolus erinnerte. Im weiblichen Pronucleus gab es nichts einem Nucleolus Ähnliches.

Über den Zustand des Eiplasmas während dieser Stadien habe ich leider keine positiven Beobachtungen gemacht. Offenbar ist die Fixirung mit Chrom-Osmiumgemischen und Sublimat mit Essigsäure, die sich als sehr gut für die Erhaltung der Chromatinstructuren erwies, für das Plasma nicht ganz geeignet. Die mit diesen Flüssigkeiten conservirten Plasmapräparate zeigten außer der Körnelung keinerlei Structur. Auch die gewöhnliche Strahlenbildung neben dem Spermium war nicht zu bemerken. Dagegen waren im folgenden Stadium, wo diese Strahlen besonders stark hätten ausgeprägt sein müssen, neben den beiden Pronuclei im Plasma große Vacuolen sichtbar, und letzteres war nur an den Enden des Eies angesammelt. In diesem Stadium (Fig. 25) sehen wir schon, dass sich beide Pronuclei zur Theilung vorbereitet haben. Dabei sind sie einander vollkommen gleich, und es ist daher ganz unmöglich zu sagen, welches von ihnen der männliche und welches der weibliche sei. Im Innern beider kann man jetzt schon sehr gut einzelne Chromosomen sehen. Vom Zustand des Plasmas in diesem Stadium sprach ich schon oben.

Ein klares Bild des vollständigen Zusammenfließens der beiden Vorkerne, das vielleicht mit der ersten Theilung des Eies vereint ist, gelang mir nicht zu sehen; die folgenden, von mir beobachteten Stadien gehören schon zur Furchung.

Die Furchung.

Wie ich schon bei der Beschreibung der unreifen Eier erwähnte, die eben erst in das Entoderm übergetreten waren, bildet letzteres um sie eine Art Follikel. Dabei bleibt aber die Hülle des Eies immer sehr deutlich bemerkbar; der Follikel hat keine eigene Wand, sondern wird von den anliegenden Entodermzellen gebildet (Taf. 29 Fig. 9). In diesem Raume durchläuft das Ei seine frühesten Entwickelungsstadien. Die Furchung geht anfangs ganz gleichmäßig vor sich, nach dem Typus superficieller Eier, d. h. es theilt sich nur der Kern, während das Plasma unberührt bleibt.

Mein erstes Stadium ist in Fig. 26 dargestellt. Man sieht die erste Furchungsspindel. Sie liegt genau im Centrum des Eies und unterscheidet sich von der oben beschriebenen Spindel des

1. Richtungskörperchens nicht nur durch diese Lage, sondern auch durch die Form. Sie ist viel schlanker und länger, als die erstere. Ihre Chromosomen lagen am Äquator und befanden sich offenbar im Anfang des Auseinandertretens der Tochtersterne zu den Polen hin. Sie hatten die Form länglicher, gleich großer Stäbchen und zeigten keine Spur von Lagerung in Vierergruppen. Durch alle diese Merkmale unterschied sich diese Spindel sofort von der oben beschriebenen Spindel des Richtungskörperchens. Fig. 27 zeigt die weiter fortgeschrittene Furchung. Beide Tochtersterne gehen hier schon in das Stadium des Knäuels über; dennoch bemerken wir nicht das geringste Anzeichen einer Theilung des Eies selbst, während z. B. bei der Theilung der Oogonien oder Spermatocyten die Theilung der Mutterzelle schon dann eintritt, wenn in den Tochterkernen die Chromosomen noch sehr deutlich zu sehen sind und sogar gezählt werden können.

Dasselbe finden wir im folgenden Stadium (Fig. 28), das die beendete 1. Furchung darstellt. Wir sehen hier, dass das Ei seine anfängliche Gestalt beibehalten hat und zwei Kerne enthält. Außerhalb des Eies war auf diesem Schnitt ein Richtungskörperchen zu sehen.

In allen diesen Stadien der 1. Furchung waren im Ei keinerlei Anzeichen eines dritten Kerns bemerkbar, der dem Kern der Schutzzelle und Nährzelle Metschnikoff's (1886) hätte entsprechen können. Ich halte es nicht für überflüssig, hier darauf hinzuweisen, dass ich am Ei niemals amöbenartige Fortsätze sah, ebensowenig wie ich Eier in der Gallerte der Meduse gesehen habe, von woher Metschnikoff hauptsächlich seine Figuren der Vereinigung zweier Zellen beschreibt. In der Gallerte trifft man nur die kleinen Spermien; aber ob sich diese miteinander vereinigen, kann ich nicht sagen.

Auf Grund alles oben Dargelegten komme ich zu dem Schlusse, dass hier keinerlei Zellenvereinigung stattfindet. Eine Erklärung aber für das spätere Auftreten eines großen Kerns inmitten der übrigen kleinen Furchungskerne werden wir gleich kennen lernen.

Die zweite Furchung habe ich nicht gesehen, dafür aber sehr oft Eier mit 4 Kernen. Auch in diesem Stadium sind alle Kerne gleich groß. Ebensowenig wird hier die Theilung des Eies in 4 Blastomeren beobachtet. Es ist ersichtlich, wie ich schon oben bemerkte, dass die Furchung eine superficielle ist, d. h. es theilen sich Anfangs nur die Kerne. In dieser Beziehung erinnert der Process bei unserer Meduse sehr an die Furchung einiger Insecten,

besonders der lebendig gebärenden Aphiden, wo sich ebenfalls in den ersten Stadien in den Eiern sehr große rundliche Kerne vorfinden.

Von diesem Stadium mit 4 Kernen ab ist die Furchung nicht mehr gleichmäßig. Das folgende Stadium zeigt schon im Innern 7 Kerne (Taf. 29 Fig. 29)[1]. Sechs von ihnen sind kleiner und befinden sich in verschiedenen Stadien der zu Ende gehenden Theilung, wobei zwei deutlich das Knäuelstadium zeigen. Der 7. Kern bewahrt aber dieselbe Größe, wie im vorhergehenden Stadium mit 4 Kernen, bleibt also in der Theilung hinter den andern zurück. In dieser Hinsicht erinnert das besprochene Stadium sehr an die Fig. 32 auf Taf. 11 der citirten Arbeit von Metschnikoff, mit dem Unterschiede nur, dass dort 6 Zellen im Innern der Trägerzelle abgebildet werden. In der That aber sehen wir hier in einem Ei 7 Kerne, oder richtiger Furchungskörperchen, wie Tichomiroff (1882) die entsprechenden Gebilde im Ei von *Bombyx mori* nannte.

Im folgenden Stadium (Taf. 30 Fig. 30) haben wir ebenfalls noch ein ungefurchtes Ei mit 12 Kernen vor uns. Alle sind sie von verschiedener Größe, aber der Unterschied ist hier nicht mehr so groß wie vorher. Die vier größten Kerne, die auf unserer Zeichnung dargestellt sind, lagen schon mitten im Ei; vielleicht sind es die Nachkommen des großen Kerns des früheren Stadiums. In diesem Falle müsste man natürlich annehmen, dass die Furchung sehr ungleichmäßig vor sich geht, und dass, während Anfangs drei Kerne sich rascher theilen und einer zurückbleibt, letzterer dann in schnellerem Tempo die übrigen einholt. Leider erlaubte mir das Fehlen einer genügenden Zahl von Übergangsstadien nicht, endgültig in dieser Frage zu entscheiden; dennoch glaube ich, dass die oben beschriebenen besonderen Entwickelungsbedingungen des Eies im Entoderm, verbunden mit dem schnellen und verstärkten Wachsen des Eies während der Furchung, meine Voraussetzung wahrscheinlich machen.

Bildung der Keimblätter und Abtrennung des Geschlechtskeimes.

Die weitere Entwickelung liefert als Resultat zunächst eine typische Morula, bei der sich schon früh eine Centralgruppe von

[1] Das beschriebene Ei war in 4 Schnitte zerlegt, aber ich habe nur die beiden mittleren abgebildet, die alle 7 Kerne enthielten, und die entsprechenden Schnitte eines und desselben Kerns mit derselben Ziffer bezeichnet.

Zellen — offenbar das Entoderm — und das sie umgebende einschichtige Ectoderm differenziren. Eine Morula, an der diese Differenzirung nicht bemerkbar wäre, existirt vielleicht auch gar nicht. Im jüngsten Stadium, das ich beobachtete (Taf. 30 Fig. 31), ist die Trennung beider Schichten schon gut zu sehen; das Entoderm nimmt den ganzen Binnenraum ein. Seine Zellen unterscheiden sich im Bau von denen des Ectoderms: sie selbst, besonders aber ihre Kerne sind ziemlich groß, dabei haben die letzteren eine regelmäßigere runde Form und färben sich heller als die Ectodermkerne. Sehr wahrscheinlich sind es die Nachkommen der 4 größeren Centralzellen, die wir in dem eben beschriebenen Stadium sahen. So scheint es mir, darf man mit großer Wahrscheinlichkeit muthmaßen, dass der in der Theilung zurückgebliebene Kern des Viererstadiums das zukünftige Entoderm vorstellt.

Das Ectoderm des beschriebenen Stadiums ist, wie schon erwähnt, noch einschichtig. Etwas später (Taf. 30 Fig. 31) bemerkt man an den Polen des Eies zwei scharf in ihrem Aussehen unterschiedene Zellen. Eine genauere Beschreibung dieses Stadiums werden wir später liefern und wollen zuvor etwas beim Schicksal dieser beiden Zellen verweilen.

Noch schärfer treten sie im folgenden Stadium hervor (Taf. 30 Fig. 33). Dieses ist unzweifelhaft älter, als das vorhergehende; sein Ectoderm ist schon mehrschichtig geworden. An den beiden Enden liegen zwei größere Zellen, deren körniges Plasma sich im Vergleich zum Plasma des übrigen Ectoderms sehr schwach färbt. Der Kern aber ist rundlich und zeigt bei der Tinction keinerlei Kernstruktur.

Im Gebiet dieser beiden Zellen ist die Larve besonders eng mit den Entodermzellen der Mutter verbunden, so dass die Grenze zwischen beiderlei Gebilden nicht immer deutlich ist. Es ist klar, dass mit Hülfe dieser beiden Zellen die Larve fester im Entoderm haftet, ja, vielleicht sich durch sie ernährt. Wie wir unten sehen werden, bleibt die schon aus dem Entoderm in den Gastrovascularraum der Mutter ausgetretene Larve dennoch an zwei Stellen mit dem Entoderm verbunden, nicht bloß an einer, wie Metschnikoff (1886) angibt und in seinen Fig. 34, 35 u. 36 abbildet. Metschnikoff sah ebenfalls im Ectoderm der Larve eine besondere Zelle, aber eben nur eine, und hielt sie für den Nachkommen seiner Schutzzelle. Dass in Wirklichkeit die Sache nicht so liegt, erhellt, glaube ich, genugsam aus meinen Darlegungen. Wenn Metschnikoff bei

seinen Larven in diesem Stadium noch keinen Hohlraum im Entoderm abbildet, so ist dies leicht dadurch zu erklären, dass seine Zeichnungen nicht nach Schnitten, sondern nach macerirten Präparaten angefertigt sind. Hierdurch ist vielleicht auch zu erklären, dass seine Larven eine rundliche Form zeigen, während sie in Wirklichkeit stark abgeflacht sind.

So sehen wir, dass sich in frühen Stadien im Ectoderm der Larve zwei Zellen absondern, die offenbar zu ihrem Festhalten in bestimmter Lage und zu ihrer Ernährung dienen.

Was nun die Frage nach der Bildung der Keimblätter betrifft, so haben wir hier, wie das schon Metschnikoff richtig angibt, einen Fall von Delamination vor uns, und zwar nach der Terminologie dieses Autors einen Fall secundärer Delamination. Schon in den jüngsten Larven (Taf. 30 Fig. 31) war das Entoderm deutlich vom Ectoderm geschieden, und es ist begreiflich, dass dieses nur so geschehen konnte, dass in der ursprünglichen, gleichförmigen Morula die inneren Zellen sich gleichzeitig von den äußeren trennten. Keinerlei Spur von Einstülpung oder einer Art primärer Delamination, d. h. einer Theilung der Zellen der äußeren Schicht der Blastula, ist hier zu bemerken.

Indem ich hierin ganz mit Metschnikoff übereinstimme, kann ich jedoch seine Behauptung nicht bestätigen, dass das Ectoderm unserer Larve von Anfang an mehrschichtig sei.

Ganz außer allem Zweifel ist es ursprünglich einschichtig (Fig. 31), und nur im 2. Stadium, das sich vom jüngsten der drei oben beschriebenen dadurch unterscheidet, dass im Entoderm schon ein Hohlraum auftritt, sehen wir an einer Stelle im Ectoderm zwei Zellen übereinander liegen. Das Entoderm erscheint in diesem älteren Stadium ebenfalls einschichtig. An einer Stelle desselben bemerken wir eine größere Zelle, die — obwohl sie nach Lage und Aussehen zum Entoderm gehört — dennoch an der Begrenzung des Innenraums nicht Theil nimmt. Sie repräsentiert ohne Zweifel eine von den noch wenig zahlreichen Geschlechtszellen. Ob sie durch Theilung aus einer Entodermzelle entstanden oder ein Nachkomme der Furchungszellen ist, das ist auf Grund meiner Präparate schwer zu sagen. Unanfechtbar erscheint nur, dass ursprünglich die Geschlechtszellen im Entoderm vertheilt sind und erst später von ihm getrennt, im äußeren Blatte gelagert erscheinen (Taf. 30 Fig. 34*g*). Ihre vollständige Trennung von den Entodermzellen erreichen aber die Geschlechtszellen schon bei den aus dem Entoderm heraus-

getretenen und im Gastralraum liegenden Larven. Übrigens vollzieht sich diese Auswanderung der Larve aus der Innenschicht der Mutter, die man ihre Geburt nennen könnte, nicht immer in ein und demselben Stadium, sondern hängt auch sehr bedeutend von der Dicke der Entodermstelle ab, wo die erste Entwickelung stattfand: an dickeren Stellen bleiben die Larven bis in spätere Stadien hinein, aus dünneren müssen sie nolens volens nach Erreichung einer gewissen Größe, die die Dicke der Nährschicht übertrifft, austreten. Meist aber wird die volle Sonderung der Keimblätter und Geschlechtszellen erst bei schon aus dem Entoderm ausgetretenen Larven erreicht. In diesen Stadien werden auch Rücken- und Bauchseite bemerkbar.

Die Larve bewahrt auch jetzt noch (Taf. 30 Fig. 34) ihre gestreckte, ovale und etwas zusammengedrückte Form. Ihr Ectoderm besteht aus kleinen cylindrischen und sehr schmalen Zellen. Die Kerne dieser Schicht färben sich intensiv und liegen stets sehr nah bei einander, so dass zuweilen die Zellgrenzen nur mit Mühe unterscheidbar sind. Auf der einen Seite der Larve wird das ganze Ectoderm durch derartige Zellen gebildet, wobei diese an den Enden der Larve in mehreren Schichten liegen. Auf der andern Seite ist das Ectoderm deutlich zweischichtig; die äußere Schicht besteht aus den oben beschriebenen Zellen, die innere aus wenigen großen, cubischen Zellen mit großen runden Kernen. Letztere Zellen und ihre Kerne färben sich genau ebenso, wie früher die Entodermzellen, d. h. viel heller, als das Ectoderm, und während die Kerne des letzteren sich gleichförmig färben, ohne eine Chromatinstructur zu verrathen, kann man in den Kernen der ersteren Nucleus und Chromatinnetz unterscheiden. Durch alle diese Eigenschaften und ihre Lage verrathen die Zellen deutlich ihre Natur als zukünftige Keimzellen. Auf dem abgebildeten Schnitte sieht man in der Reihe dieser Zellen die Theilung der äußersten von ihnen.

Wie ich schon oben sagte, sind diese Zellen bereits endgültig vom Entoderm getrennt, und zwar durch eine deutliche Grundmembran, von der vorher noch keine Spur existirte.

Auf Grund dieses Baues des Ectoderms beider Seiten der Larve, und noch mehr durch den Vergleich mit späteren Stadien, wo lateral an den oben beschriebenen Stellen des vielschichtigen Ectoderms die Anfänge der Tentakel auftreten, können wir schon eine Bauch- und eine Rückenseite unterscheiden. Es ist ersichtlich, dass die Bauchseite die sein wird, wo sich die Geschlechtszellen finden,

die Rückenseite die, an deren Rändern die verdickten Ectodermstellen liegen.

Das Entoderm zeigt in diesem Stadium auch schon seine specifischen Eigenschaften: die Zellen liegen in einer Schicht, sind cylindrisch, ihre inneren Ränder sind abgerundet und färben sich, im Unterschiede zur Basis, gar nicht, als ob sie von Vacuolen eingenommen wären.

Die beschriebene Larve lag schon vollkommen frei im Ringcanale; ihren Zusammenhang mit dem Entoderm stellte ich zwar auf den Schnitten nicht fest, aber er wird mit Hilfe der oben beschriebenen Zellen auch noch in viel späteren Stadien bewahrt. Ein solches Stadium ist auf Taf. 30 Fig. 35 dargestellt. Von dem eben beschriebenen Stadium unterscheidet es sich dadurch sofort, dass sich im Ectoderm die Geschlechtszellen bedeutend vermehrt haben, wobei der Unterschied zwischen ihnen und den eigentlichen Ectodermzellen ganz verschwunden ist. Ferner sind die Anlagen der Tentakel aufgetreten, aber auf dem abgebildeten Schnitte nicht zu sehen. Zur Klarstellung ihres Baues war diese Larve nicht günstig geschnitten worden; ich gehe daher auf ihre Beschreibung erst weiter unten ein und weise hier nur darauf hin, dass auch an diesem Exemplar, wie an allen übrigen, die ich sah, die Tentakel immer an der Seite erscheinen, die dem die untere Wand des Ringcanals oder des Gastralraumes der Mutter umkleidenden Entoderm zugewandt ist. Mit andern Worten: die jungen Larven liegen im Gastrovascularraum immer mit der Mundseite nach oben.

So ungünstig dieser Schnitt durch die Larve für das Studium der Entwickelung der Tentakel ist, um so günstiger ist er für die beiden Trägerzellen ausgefallen, wie ich diese nennen möchte, indem ich Metschnikoff's Bezeichnung in etwas veränderter Bedeutung anwende. In diesem Stadium giebt es, wie schon früher, nur zwei solche Zellen, je eine an den entgegengesetzten Enden der Larve.

Auf den benachbarten Schnitten ist die Grenze zwischen dem Entoderm der Mutter und dem Larvenrande schon deutlich sichtbar. Auf dem abgebildeten aber sehen wir deutlich von der einen Seite das Eindringen der Trägerzelle in das Gewebe der Mutter; von der andern äußern Seite ist die Grenze zwischen dieser Zelle und den anliegenden Entodermzellen der Meduse selbst gar nicht bemerkbar. Offenbar nimmt auch letzteres Gewebe regen Antheil an der Vereinigung mit der Larve. So sehen wir an derselben äußeren Seite unseres Schnittes, dass die Entodermzellen der Mutter eine kleine

Ausstülpung (Warze) bilden, die die Trägerzelle der Larve umfasst. An der entgegengesetzten inneren Seite ging der Schnitt durch die Mitte der Warze, und wir sehen hier (Fig. 36), dass die Trägerzelle mit Hilfe von drei Auswüchsen recht tief in die Entodermwand eindringt. Diese Auswüchse sind gut sichtbar, da sie ganz voll einer körnigen, sich intensiv färbenden Masse sind und so sich scharf von den benachbarten hellen Zellen des Entoderms unterscheiden. Letzeres bildet auch auf dieser Seite eine kleine Warze, und die Abbildung zeigt, wie eine seiner Zellen, die aus der Fläche des Entoderms hervortritt, die beschriebene Zelle von oben bedeckt. Wir haben hier also so zu sagen die erste Andeutung einer Placenta im Thierreich vor uns.

Die endgültige Entwickelung der Larve.

Indem wir jetzt zur weiteren Entwickelung der Larven übergehen, können wir uns sehr kurz fassen, da wir in Bezug auf die Ausarbeitung ihrer äußeren Form, des Erscheinens und der Zahl der Tentakel vollkommen die schönen Beobachtungen und genauen Beschreibungen Metschnikoff's (1886) bestätigen können.

Mit Rücksicht darauf verweile ich weiterhin nur ein wenig bei der Entwickelung des Rückenschildes und dann bei den Vorgängen, die in den späteren Stadien nicht zur Erzeugung einer erwachsenen Meduse führen, sondern eher Degenerationsprocesse darstellen, als deren Resultat keine lebensfähige Meduse, sondern nur ein Sack voll Geschlechtszellen erscheint. Vorher will ich aber hier noch auf einen Umstand hinweisen. Metschnikoff beschrieb bekanntlich bei den Larven unserer Meduse eine Vermehrung durch Knospung auf der Rückenseite. Ich habe sehr lange und sorgfältig an Schnitten und Flächenpräparaten von Larven die Spuren einer solchen Knospenbildung gesucht und nicht gefunden. Ich glaube auch kaum, dass so etwas existirt, da die Rückenseite anfangs sehr klein ist, dann sehr schnell degenerirt und das Aussehen einer dünnen, zweischichtigen Membran erhält, die zuweilen die wunderlichste Faltung annimmt. Eine solche Falte konnte von Metschnikoff für eine Knospe angesehen werden. Der von diesem Autor abgebildete Schnitt durch die Knospe (Taf. 12 Fig. 13) ist ohne Zweifel ein Schrägschnitt durch eine Larve, auf dem die Anlage bloß eines Tentakels getroffen wurde.

Ferner beschreibt Metschnikoff zwei auf dem Körper größerer Larven liegende, ovale Körperchen, die sich von jungen Stadien,

die aus »Sporen« entstanden, gar nicht unterscheiden. Es ist begreiflich, dass bei seiner hauptsächlich angewandten Methode, dem Studium lebender Larven, die dem Mutterthiere entnommen waren, und macerirter Präparate, am Körper älterer Larven zufällig jüngere Stadien haften bleiben konnten. In Rücksicht auf alles dieses und mein negatives Resultat kann ich mit einer großen Dosis von Wahrscheinlichkeit behaupten, dass bei den Larven unserer Meduse gar keine Knospung existirt.

Indem wir nach diesem Excurs zur weiteren Entwickelung unserer Meduse zurückkehren, wollen wir ein wenig bei dem Stadium verweilen, auf dem sich die Rückenscheibe deutlich zu differenziren beginnt. In diesem Stadium (Taf. 30 Fig. 37) ist die Larve schon viel größer geworden, und ihr Innenraum ebenfalls bedeutend gewachsen. Aber die Larve bewahrt auch jetzt noch ihre frühere Form einer abgeflachten Scheibe; nur die Bauchseite wird etwas convexer. Die Rückenseite verwandelt sich nicht etwa in ihrer ganzen Ausdehnung in die Rückenscheibe oder den Schirm der Meduse im engeren Sinne, sondern nur ein kleines Mittelstück, wie das schon ganz richtig Metschnikoff abbildete und beschrieb.

Die erste Differenzirung der Rückenscheibe wird durch das Auftreten der Tentakelanlagen bedingt. Wie ich schon oben, pag. 466, bemerkte, werden an den Rändern der Rückenseite auch in jüngeren Stadien Verdickungen des Ectoderms bemerkbar; in diese Verdickungen beginnen im gegebenen Stadium hohle Auswüchse des Entoderms hineinzuwachsen. Infolge hiervon erscheinen an der inneren und äußeren Seite der Tentakelanlagen im Ectoderm tiefe Furchen. So wird der Centraltheil der Rückenseite zum Rückenschild oder zum Schirm der künftigen Meduse. Wie wir sehen, ist diese Scheibe (die Bezeichnung »Schirm« entspricht wenig ihrer Form) anfangs sehr klein, wie dies selbst Metschnikoff betonte; daher fällt es schwer sich vorzustellen, wie auf so kleinem Raume sich noch eine Knospe bilden kann, besonders, wenn man seine bedeutende Dicke in Betracht zieht.

Was die anderen Veränderungen im beschriebenen Stadium angeht, so bemerken wir im Ectoderm nur die Sonderung seiner äußeren, eigentlichen Ectodermschicht, wobei diese am Berührungspunkte mit dem Entoderm der Mutter sogar den Charakter des Entoderms angenommen hat. Ihre Zellen sind an dieser Stelle höher, ihr Inhalt heller geworden. Es ist klar, dass mit ihrer Hilfe die unmittelbare Nahrungszufuhr von der Mutter zum Embryo stattfindet.

Das Entoderm besteht jetzt im Allgemeinen aus flacheren Zellen und nur auf der Rückenseite, im Gebiet der Rückenscheibe, aus ziemlich hohen cylindrischen Zellen. Anlagen von Hörkölbchen und des Velum sind noch nicht vorhanden.

Von Tentakeln erscheinen, wie schon METSCHNIKOFF beschrieb, Anfangs immer zwei.

Ich halte es nicht für nöthig, hier Abbildungen der Stadien der äußeren Entwickelung unserer Meduse zu geben, da solche schon in der mehrfach citirten Arbeit METSCHNIKOFF's vorhanden sind. Um aber den Leser nicht immer auf diese Arbeit verweisen zu müssen und ihm die Schnitte verständlicher zu machen, producire ich eine solche Abbildung (Taf. 30 Fig. 38) und zwar gerade in dem von METSCHNIKOFF ausgelassenen Stadium.

Diese Larve ist schon mit vier Tentakeln versehen. Aber man sieht noch sehr gut, dass zwei bedeutend größer sind, als die beiden anderen. Diese beiden ersten Tentakel wachsen sofort nach ihrem Erscheinen sehr tief in das Mutterentoderm hinein, das sie fest umfaßt, und so dienen sie zur Anheftung der Larve an den Körper der Mutter, indem sie die beiden früheren, nun verschwundenen Seitenzellen ersetzen. Diese beiden Tentakel haben, ihrer Function entsprechend, einen eigenthümlichen Bau. Ihre Enden erscheinen gefranst, was natürlich der engeren Verbindung mit dem Entoderm dienlich ist.

Nach diesen zwei ersten Tentakeln erscheinen bald zwei andere, und diese Zahl besteht dann, ohne zu wachsen, bis zum Ende der Entwickelung.

Die Rückenscheibe erscheint im beschriebenen Stadium nicht regelrecht rund, sondern die Seite, die zwischen den ersten Tentakeln liegt, ist gerade, die entgegengesetzte abgerundet.

Das Velum tritt, conform der Beschreibung METSCHNIKOFF's, in Gestalt einer Ringfalte des Ectoderms nach unten von den Tentakelanlagen (Fig. 39 *v*) auf. Es erreicht nie eine einigermaßen bedeutende Größe, sondern erscheint auch bei vollkommen entwickelten Larven nur als rudimentäres Organ (Fig. 43 *v*).

Im Gegensatze dazu entwickeln sich die Gehörkölbchen in großer Zahl und erreichen eine bedeutende Größe, wobei ihr Bau aber sehr einfach bleibt. Zu ihrer Beschreibung gehen wir sofort über, vorher aber wollen wir die Veränderungen betrachten, die in diesem Stadium im allgemeinen Bau der Larve vor sich gingen.

Im Vergleiche zur oben beschriebenen (Taf. 30 Fig. 35) ist die

in Fig. 38 u. 39 abgebildete Larve schon bedeutend in ihrer Entwickelung vorgeschritten. Auf dem Schnitte haben wir jedenfalls ein jüngeres Stadium vor uns, aber der Unterschied zwischen beiden ist nicht groß.

Die Rückenscheibe ist jetzt schon gut differenzirt und bedeutend im Umfange gewachsen. Sie stellt eine dünne, zweischichtige Membran vor, deren Ecto- und Entoderm aus niedrigen cubischen Zellen gebildet ist. Beide sind einschichtig, und zwischen ihnen ist die Bildung des Gallertgewebes noch gar nicht bemerkbar. Die Rückenscheibe wird ringsum von einer Anlage des Velums umfaßt; letzteres hat auf den Schnitten das Aussehen einer sehr schmalen Ectodermfalte.

Sehr interessant ist die Veränderung der Bauchseite: sie ist zu riesigem Umfange herangewachsen und hat das Aussehen eines Sackes, der von oben von der Rückenscheibe wie mit einem Deckel bedeckt ist. Am unteren Ende dieses Sackes ist schon der Mund vorhanden. Seine Bildung geht so vor sich, dass auf der Mitte der Bauchseite die Wand Anfangs sich verdünnt, die Geschlechtszellen hier verschwinden, und das Ento- und Ectoderm aus sehr kleinen cylindrischen Zellen besteht. Das Dünnerwerden der Wand in der Mitte dieses Raumes schreitet immer weiter fort und endet mit dem Erscheinen des Mundes, dessen Ränder sich abrunden und nur von den oben bezeichneten cylindrischen Zellen gebildet bleiben. In einiger Entfernung um den Mund fehlen die Geschlechtszellen.

Außer den angegebenen Veränderungen hat sich im feineren Bau der Bauchwand nur wenig geändert. Das Ectoderm und die Geschlechtszellen bewahren ihren früheren Charakter. Das Entoderm aber besteht jetzt nicht aus ziemlich hohen cubischen, sondern aus ganz flachen, kaum bemerkbaren Zellen. Diese Veränderung des Bauchentoderms fällt um so mehr in die Augen, da es auf der Rückenseite, wie wir sahen, aus recht großen cubischen Zellen besteht. Die Grenze zwischen beiden Partien des Entoderms ist gut sichtbar (Taf. 30 Fig. 39). Sie befindet sich genau an der Basis des Velums. Schon hieraus geht hervor, dass unsere Larve sich nicht durch den Mund ernährt, denn in diesem Falle dürften gerade die Zellen des Bauchentoderms, das bei allen Medusen die Verdauungsfunctionen versieht, kein so rudimentäres Aussehen haben. So haben z. B. die Zellen dieses Entodermtheils der Knospen von *Cunina*, die im Magen von *Carmarina* parasitiren (O. Maas 1892), schon in sehr frühen Stadien die gewöhnliche cylindrische hohe Form.

Der eben erwähnte scharfe Unterschied im Bau des Entoderms der Bauch- und Rückenwand gestattet noch einen Schluss zu ziehen. Es erscheint unzeifelhaft, dass bei unserer Meduse, vielleicht sogar bei allen Narkomedusen, das Entoderm der Tentakel und der Gehörkolben sich nur auf Kosten des Rückentheils dieser ganzen Schicht bildet, während die innere Auskleidung der Randkolben, sowie der Excretionsorgane von *Olindias* ihre Entstehung ausschließlich dem Bauchentoderm verdankt (1905 Textfig. 8 und Taf. 5 Fig. 16). Das erscheint natürlich nur als Ausdruck des großen functionellen, vielleicht auch morphologischen Unterschieds zwischen dem Bauch- und Rückenentoderm der peripherischen Theile des Gastralraums der Medusen.

Um mit diesem Stadium zu Ende zu kommen, müssen wir noch bei der Entwickelung der schon erschienenen Gehörkölbchen stehen bleiben. Sie werden in Gestalt kleiner Auswüchse am Rande der Scheibe, gleich über der Velumanlage gebildet. Bei seinem ersten Erscheinen wird solch ein Auswuchs (Taf. 30 Fig. 40) von außen durch das Ectoderm gebildet, das immer aus einer Reihe cubischer Zellen besteht, und innen nur von einer Reihe großer Entodermzellen ausgefüllt. Nur an der Basis des Hörkolbens selbst liegen die Entodermzellen in einer mehrschichtigen Gruppe. An dieser Stelle befindet sich gerade die oben beschriebene Grenze zwischen Rücken- und Bauchentoderm. Dabei ist deutlich zu sehen, dass die Entodermzellen des Kölbchens die Fortsetzung des Rückentheiles des inneren Blattes bilden. Die Bauchschicht beginnt tiefer mit einer Reihe nicht eng verbundener Zellen von unregelmäßiger Form. Dagegen sind die Zellen der oberen Entodermschicht in einer sehr regelmäßigen Schicht gelagert, und nur näher zur Kölbchenbasis liegen sie in einem mehrschichtigen Häufchen. Dies hängt offenbar davon ab, dass an dieser Stelle eine verstärkte Vermehrung derselben stattfindet. Theilungsfiguren konnte ich hier freilich nicht zu sehen bekommen, dafür begegneten mir aber oft Zellen, deren Kerne sich schon getheilt hatten, während sie selbst noch nicht Gelegenheit gehabt hatten, sich zu theilen.

Wie dem auch sein mag, im Innern des Kölbchens liegen die Entodermzellen, die hier eine sehr bedeutende Größe erreichen, immer in einer Reihe. Otolithen enthalten sie in diesem Stadium noch nicht.

Ich verweilte bei diesem Umstande deshalb länger, weil, so weit mir bekannt ist, in der Literatur auf ihn bisher nicht die genügende Aufmerksamkeit verwandt worden ist. So bemerkt O. Maas

1892) nur vorübergehend, dass bei *Cunina*-Knospen, die sich im Magenraum von *Carmarina* entwickeln, das Kölbchen als eine Ectodermausstülpung angelegt wird, die nur eine Reihe von Entodermzellen enthält. Ebenso geht — nach der Zeichnung der Gebrüder Hertwig (1877) zu urtheilen — die Entwickelung der Gehörkolben von *Rhopalonema velatum* vor sich, obwohl diese Autoren im Text nichts über den Bau der Entodermbasis der Kolbenanlage sagen. Ebenso beschränkt sich Metschnikoff in seiner sehr eingehenden Arbeit: »Studien über Entwickelung der Medusen und Siphonophoren« (1874) in dieser Frage auf die Bemerkung, dass sich der Gehörkolben der »Knospe« von *Eurystoma rubiginosum* Köll. als ein Bläschen von Entodermzellen anlege.

Indessen äußerten, wie bekannt, die Gebrüder Hertwig die Ansicht, dass die Hörkolben der Scypho- und Trachymedusen den Tentakeln homolog seien, indem sie sich hauptsächlich auf die allgemeine Ähnlichkeit der Anlagen beider stützten. Indem ich die Scyphomedusen — bei denen übrigens diese Homologie, die später von Claus (1883) bestätigt wurde, auf das entschiedenste von Goette (1887) bestritten wird — bei Seite lasse, da ich die Entwickelung dieser Medusen nicht untersuchte, finde ich, dass bei den Trachymedusen und ihren Gehörkölbchen und Tentakeln meine obigen Beobachtungen und die Daten in der Literatur gegen und nicht für diese Ansicht sprechen. Die Entwickelung der Kölbchen und die der Tentakel geht ganz verschiedenartig vor sich: die Tentakel unserer Meduse enthalten, ungeachtet ihres embryonalen Charakters, wie wir oben sahen, in den ersten Stadien dennoch innen eine deutliche Ausstülpung des Entoderms, während die Kölbchen nur eine Reihe Entodermzellen aufweisen. Dabei entsteht diese Reihe durch Vermehrung der Zellen selbst unmittelbar an der Basis des Kölbchens, und nicht durch Ausstülpung einer ganzen Schicht. Somit stellen die Tentakel unserer Meduse zuerst hohle, die Kölbchen aber von Anfang an massive Gebilde dar. Ein Unterschied, der natürlich wichtig genug erscheint, um eine Identificirung beider unmöglich zu machen.

Indem wir alles oben Gesagte über den Bau der Larve im beschriebenen Stadium recapituliren, sehen wir, dass in ihr alle wichtigen Theile einer erwachsenen *Cunina* bereits angelegt erscheinen (Taf. 30 Fig. 39). Merkwürdig fällt bei unserer Larve aber die schwache Entwickelung des Nervensystems in die Augen. Die Anlage des Nervenringes kann man nur mit Mühe in einer kleinen

Verdickung des Ectoderms gleich über der Velumbasis erkennen. Fasern habe ich im Innern dieser Anlage nicht nur in diesem Stadium, sondern auch in einem älteren, zu dessen Beschreibung ich gleich übergehe, nicht entdeckt.

In diesem älteren Stadium unterscheidet sich die Larve vom vorhergehenden Stadium vor Allem durch ihre Größe. Sie ist jetzt breiter geworden, gleichzeitig aber auch flacher. Ihre Rückenscheibe ist, wie auch Metschnikoff beschreibt, jetzt gleich oder fast gleich groß wie die Bauchwand, die zukünftige Subumbrella. Sie besteht aus denselben zwei Schichten, die wir im vorigen Stadium sahen, nur sind jetzt Ectoderm und Entoderm aus sehr flachen Zellen gebildet, und zwischen ihnen erscheint eine sehr dünne Schicht Gallerte. Die Subumbrella bewahrt ihren früheren Bau, nur haben sich ihre drei Schichten noch mehr differenzirt.

Das Entoderm hat das Aussehen einer sehr dünnen Schicht flacher, kaum erkennbarer Zellen. Die Geschlechtszellen lassen schon deutlich (bei dem gegebenen Exemplar) in ihrem Innern die zukünftigen Eier erkennen; sie sind runder geworden, haben an Umfang zugenommen, und ihre Kerne zeigen deutlich das Chromatinnetz (Textfig. 11 meiner russischen Arbeit 1905).

Männchen gelang es mir leider nicht in diesem Stadium zu beobachten, in späteren aber unterscheiden sich ihre Geschlechtsorgane bedeutend von den Eierstöcken der Weibchen.

Die äußere Ectodermschicht besteht in diesem Stadium, wie auch in den früheren, aus bläschenförmigen Zellen mit sehr kleinen Kernen, nur tritt dieses blasige Wesen, oder besser gesagt, der vacuoläre Bau des Zellplasmas im Ectoderm noch deutlicher hervor. Offenbar geht die Ernährung unserer Larve hauptsächlich mit Hilfe dieser Schicht vor sich.

Es ist interessant, dass wir in der circumoralen Region auch in diesem Stadium Nichts finden, was an die drüsigen Zellen, die an dieser Stelle bei der Mutter so gut entwickelt sind, erinnerte.

Ebenso ist das Verschwinden der Basalmembran in der Subumbrella höchst bemerkenswerth, die nur in den jüngsten Stadien existirte. Diese Anzeichen verrathen zugleich mit dem Stillstand in der Entwickelung der Tentakel, die das Aussehen von vier unbedeutenden Höckerchen bewahren, deutlich die Degeneration unserer Larve.

Nur die Geschlechtselemente und, wie wir oben sahen, der Rand des Schirms äußern Zeichen weiterer Entwickelung. Letzterer ist deutlich gewachsen, wobei dieses Wachsthum von

sehr interessanten Eigenthümlichkeiten begleitet wird, zu deren Beschreibung wir gleich übergehen.

Im vorausgehenden Stadium, wie besonders gut auf Taf. 30 Fig. 39 zu sehen ist, reichte der Magenraum ganz bis zum Schirmrand der Larve. Das Entoderm der Rückenseite vereinigte sich mit dem der Bauchseite gerade an der Basis des Velums und der Hörkölbchen. So gab es also keinerlei Anzeichen der Entodermschicht, die bei erwachsenen Narcomedusen, z. B. *Aeginota*, nach außen von ihrem Gastralraum, zwischen dem Ectoderm der Subumbrella und dem Gallertgewebe liegt. Diese Schicht und die entsprechende anderer Medusen wurde, wie bekannt, von Claus (1877) Gefäßplatte genannt, von den Gebrüdern Hertwig (1878) aber Entodermlamelle. Mit dem letzteren Namen wollen auch wir sie hier bezeichnen.

Indem wir uns jetzt der Zeichnung des Schnittes durch den Schirmrand des beschriebenen Stadiums zuwenden, sehen wir, dass hier der Gastralraum schon bei Weitem nicht mehr den Schirmrand, die Basis des Velums und der Gehörbläschen (Taf. 30 Fig. 42) erreicht. So besteht schon hier zwischen dem äußeren Rande dieses Raumes und dem Rande des Schirms ein Streifen, den der Gastrovascularraum nicht erreicht. Auf dieser ganzen Strecke sehen wir zwischen dem Ectoderm der Subumbrella und der dünnen Schicht des Gallertgewebes eine deutliche Entodermschicht (Fig. 42 *en.l*). Sie stellt offenbar die Entodermlamelle der genannten Autoren vor. Sie ist bei unserer Meduse von Anfang an deutlich einschichtig. Außerdem sehen wir hier auch, dass sie nur die Fortsetzung des Entodermrückenblattes vorstellt und unmittelbar in das Entoderm der Gehörkolben übergeht. Bei Vergleichung der beschriebenen Abbildung mit der des Randes des Schirms im vorhergehenden Stadium bleibt kein Zweifel, dass diese Lamelle sich ausschließlich durch das Wachsthum der Entodermrückenschicht bildete. Das Bauchentoderm nahm an ihrer Bildung keinen Anteil; der Rand des letzteren ist wie im jüngeren, so auch im älteren Stadium sehr gut sichtbar und in beiden Fällen aus charakteristischen flachen Zellen, die sehr locker miteinander verbunden sind, aufgebaut.

So ist denn bei unserer Meduse diese Lamelle schon vom Momente ihres Erscheinens an einschichtig. Nur an einer Stelle ihrer Ausdehnung, gerade dort, wo sich von ihr das Velum absetzt, lassen sich an der Basis des letzteren gewöhnlich zwei oder drei Zellen auf den Schnitten bemerken, die wohl ebenso höchst wahrscheinlich

zum Entoderm gehören. Sie liegen, kann man sagen, in der Basis des Velums und bilden vielleicht dessen rudimentäres Entoderm. Offenbar stellen sie den Rest der Gruppe von Entodermzellen dar, den wir im vorigen Stadium an der Basis des Gehörkölbchens und der Anlage des Velums sahen, und betheiligen sich an der Bildung der Entodermlamelle nicht.

Ob man in ihnen ein Rudiment des Ringcanals sehen kann, wie das die Gebrüder Hertwig (1877) für die entsprechenden Zellen des Schirmrandes ihres *Cunina solmaris* thun, ist sehr schwer zu sagen, da man nicht verfolgen kann, ob die Reihe solcher Zellen sich um die ganze Meduse hinzieht, oder ob sie nur stellenweise zu treffen sind. Auf nicht ganz radialen Schnitten wird das Bild stark verdunkelt, und die Grenzen zwischen den Schichten verschwinden. Aber wenn diese Zellen auch ein Rudiment der unteren Ringcanalwand vorstellen sollten, so könnte das keineswegs die beschriebene Art der Entstehung der Entodermlamelle als eines einschichtigen Auswuchses ändern, der nur dem Rückentheil des Entoderms entspringt. Keinerlei Spur ihres Zusammenfließens aus zwei Entodermschichten lässt sich bei unserer Larve beobachten.

Indem wir die Beschreibung dieses Stadiums beenden, weisen wir nur noch darauf hin, dass in dem Gehörkölbchen in den Entodermzellen die Anlagen von Otolithen erscheinen, und zwar einer in jeder Zelle. Anfangs zeigen sich diese nur in den äußersten Zellen, dann aber auch in den tiefer liegenden, und schließlich ist das ganze Kölbchen von einem Haufen Otolithen erfüllt, wie das Metschnikoff (1886) sehr gut abbildet.

Was die Anlage des Nervensystems und der Tentakel anlangt, so befinden sich diese Gebilde auch in diesem Stadium in derselben Lage, wie wir sie oben verließen.

Mit dem folgenden Stadium kann man die Embryogenese als beendet ansehen. Wir gehen zu seiner Beschreibung über.

Eine weitere Entwickelung und Neubildungen kann ich in diesem Stadium nicht mehr beobachten. Nur die Gewebe nehmen das denen erwachsener Medusen eigene Aussehen an, und die Geschlechtszellen an Zahl und Größe zu (Taf. 30 Fig. 41).

Die Rückenscheibe bleibt auch jetzt sehr dünn. Das Gallertgewebe entwickelt sich sehr unbedeutend; seine beiden Grenzschichten, das Ectoderm und Entoderm, sind jetzt aus sehr flachen, gestreckten Zellen gebildet und sehr dünn. Die Tentakel und das

Velum bewahren ihr früheres embryonales Aussehen (Taf. 30 Fig. 13).

Die Hörkölbchen dagegen haben eine solche Structur erhalten, wie sie METSCHNIKOFF in der oben bezeichneten Abbildung zeigte, d. h. sie sind ganz entwickelt. In der Subumbrella zeigen die Eier noch deutlicher, als früher, ihre specifischen Eigenschaften. Sehr viele von ihnen haben sich sogar abgerundet. Alle haben sie große Kerne mit deutlichem Nucleolus und grobkörnigem Chromatinnetz; ihr Plasma ist sehr arm an Dotter und liegt um den Kern in Gestalt von Flocken und eines Netzes. Nach ihrem Aussehen erinnern die Eier sehr an die oben beschriebenen Eier des Mutterthieres.

Der Bau der Geschlechtsorgane der Männchen ist in diesem Stadium folgender. Der Bau der männlichen Larve selbst unterscheidet sich fast in nichts von der eben beschriebenen weiblichen; sie ist ebenso ganz flach und fast ganz ohne Gallerte im Schirm. Nur Velum und Tentakel erscheinen entwickelter. In den Geschlechtsorganen kann man schon auch reife Spermien beobachten; diese haben zum Unterschiede von denen des Mutterthieres einen langen Schwanz und sind zu großen Bündeln angehäuft, die hauptsächlich näher zum äußeren Rande der Subumbrella liegen. Außer den reifen Spermien besteht die ganze Geschlechtsschicht aus noch zwei Arten von Zellen. Die größeren von ihnen finden sich in viel geringerer Zahl, sind ebenfalls gruppenweise vertheilt, und man kann sehr oft die Zellen irgend einer Gruppe in Theilung sehen. Sie haben eine unregelmäßig vieleckige Form, ihr Plasma färbt sich ziemlich intensiv, und der Kern ist groß. Leider waren alle Weibchen mit älteren Larvenstadien im Innern von mir zufällig nur in PERÉNYI's Gemisch und Sublimat conservirt und bieten daher, obwohl die Präparate für den Zellenbau und die Grenzen zwischen ihnen sehr tauglich sind, keine Möglichkeit, über den Bau der Kerne zu urtheilen.

Nichtsdestoweniger, glaube ich, kann kein Zweifel daran aufkommen, dass diese größeren Zellen Spermatocyten 2. Ordnung sind, da die kleineren Zellen, die die Hauptmasse der Geschlechtsorgane darstellen, keine Theilungsfiguren mehr zeigen, und viele unter ihnen, wieder gruppenweise, schon die Gestalt von Zellen verloren haben und sich offenbar in der Verwandlung in reife Spermien befinden. Sie repräsentiren die Spermatiden. Zuerst haben sie das Aussehen sehr kleiner, aber deutlicher Zellen mit einem sich intensiv färbenden gleichförmigen Kern. Dort aber, wo die Grenzen der Zellen nicht mehr zu sehen sind, wird dieser Kern gleichsam

größer, erfüllt die ganze Zelle und nimmt eine unregelmäßige Gestalt an. Leider habe ich, aus den oben angeführten Gründen, die Verwandlung der Spermatide in ein Spermium nicht verfolgen können. Trotzdem kann kein Zweifel daran bestehen, dass die einen Larven, die sich im Gastrovascularraum von *Cunina proboscidea* entwickeln, Männchen, die anderen Weibchen sind.

Wenn wir uns alles Gesagte von der Entwickelung unserer Larven ins Gedächtnis rufen, so sehen wir, dass am Schluss aus ihnen Formen hervorgehen, die gar nicht dem Mutterindividuum gleichen, wie das Metschnikoff richtig beschrieb. Aber außerdem — was besondere Beachtung verdient — erscheinen die jungen Medusen, die sich so entwickeln, nach dem Bau ihres Schirms, des Velums und besonders des Entoderms, das ihren Eingeweideraum auskleidet, als Formen, die zu einer selbständigen Lebensweise vollkommen untauglich sind. Sie stellen bloß Säcke vor, die mit Geschlechtsproducten gefüllt sind.

Schlussfolgerung.

Nachdem wir so gesehen haben, dass die jungen Embryonen, die sich in der *Cunina proboscidea* entwickeln, aus den Eiern dieser Meduse hervorgehen, tritt von selbst an uns die Frage heran, wie sich denn das Mutterthier selbst entwickelt. Durch directe Verwandlung aus den beschriebenen (inneren) jungen Medusen kann es keinenfalls entstehen, da der Bau der letzteren von dem des Mutterthieres durchaus verschieden ist. Außerdem degeneriren, wie ich oben zeigte, diese jungen Medusen allmählich mehr und mehr und sind am Ende nur noch Säcke voll Geschlechtsprodukte. Es ist kein Zweifel daran möglich, dass sie für ein selbständiges Leben und zu weiterer Entwickelung und Verwandlung in ein großes Mutterthier unfähig sind. Metschnikoff (1886), der die Eier von *Cunina proboscidea* für Sporen hielt und dabei merkwürdiger Weise auch die Eier dieser Meduse beschrieben hat, kam in Folge dessen bei der uns interessirenden Frage zu dem Schluss, dass *Cunina proboscidea* zwei künftige Geschlechtsgenerationen haben müsse. Aber er ließ die Frage ganz unbeantwortet, was aus den Eiern dieser beiden Generationen wird.

Nachdem ich oben gezeigt habe, dass die »Sporen« unserer

Meduse eben deren Eier sind, außer denen keinerlei andere Eier existiren, und dass die zweite Generation aus diesen Eiern hervorgeht, wie das Fr. Eilh. Schulze (1875) als Voraussetzung aussprach, können wir die eine Hälfte der Aufgabe für erledigt ansehen, und es bleibt uns nur zu untersuchen übrig, was aus den Eiern der zweiten kleineren Generation wird. Auf directem Wege dieses klar zu stellen, gelang mir leider nicht, und so müssen wir uns mit mehr oder weniger wahrscheinlichen Vermuthungen begnügen. Um diese für den Leser möglichst wahrscheinlich zu machen und gleichzeitig der Lösung unserer Aufgabe näher zu kommen, ist es nothwendig, die Entstehung der größten Form von *Cunina proboscidea* zu betrachten.

Über diese äußerten L. & J. Metschnikoff (1871) bekanntlich die Ansicht, ihre *Cunina proboscidea* sei eine erwachsene Meduse, die sich aus den Knospen einer Colonie entwickelte, die im Magen von *Geryonia* (*Carmarina* Haeck.) *hastata* schmarotzt und gewöhnlich *Cunina parasitica* genannt wird. Es gelang mir durch directe Beobachtung, diese Vermuthung Metschnikoff's zu bestätigen. Während meines Aufenthaltes in Neapel und Villafranca wurden mir sehr oft Exemplare von *Carmarina hastata* geliefert mit vielen oft sehr großen *Cunina*-Colonien, die in ihrem Magen schmarotzten. Einmal stieg die Zahl dieser Colonien in einem Magen auf fünf, wobei sie alle sehr groß waren; von ihnen lösten sich schon gleich am ersten Tage des Verweilens der *Carmarina* im Glase junge Medusen ab[1].

Solch eine Abtrennung junger Medusen erfolgte viele Male auch in anderen Fällen. Dabei lebten diese freien Medüslein bei mir in den Gläsern und wurden merkbar größer — bis zu 6 Tagen.

Beim Studium dieser jungen Medusen am 5. und 6. Tage ihres Lebens in den Gläsern erwies es sich, dass sie ohne Zweifel zwei Arten angehören, obwohl die Colonien, von denen sie sich ablösten, sich gar nicht von einander unterschieden. Von ein und derselben Colonie aber trennten sich immer nur Medusen ein und derselben

[1] Ich will schon hier auf einen interessanten Umstand hinweisen, der am Rüssel dieser *Carmarina* beobachtet wurde, und den ich bald genauer zugleich mit der Knospung selbst zu beschreiben hoffe. An ihr befand sich nämlich etwas über dem Magen, an einer Seite des Rüssels ein kleiner Ergänzungsmagen, der von einem der Radialcanäle ausging. Ich erkläre mir dies so, dass die Colonie parasitischer Medusen, die sich im Hauptmagen befand, alle von der Meduse erlangte Nahrung verzehrte, so dass sich bei dieser zur eigenen Ernährung höher als der erste Magen ein Ergänzungsmagen entwickeln musste.

Art ab. Die einen von ihnen stellten am 5.—6. Tage ihres Lebens kleine, 5—6 mm im Diameter messende, unzweifelhafte *Cunina proboscidea* dar.

Solche Medüslein haben, wie das schon Fr. E. Schulze (1875) und Uljanin (1876) beschrieben und abbildeten, 8 deutliche Magentaschen, 8 Tentakel, die aber bei meinen Individuen relativ kürzer waren, als beide genannten Autoren abbilden, und 8 Hörkölbchen mit deutlichen Otoporpen (Textfig. 12 meiner russ. Arbeit).

Form und Bau der beiden letzteren Gebilde, besonders der Otoporpen, erlaubt ohne Zweifel zu erkennen, dass diese jungen Medüslein zukünftige *Cunina proboscidea* sind. Wie schon Metschnikoff beschrieb und ich oben gezeigt habe, ist die Form der Otoporpen unserer Meduse sehr charakteristisch und kommt außer bei ihr bei keiner anderen *Cunina* vor (Metschnikoff 1871 Taf. 6 Fig. 5 und Metschnikoff 1886a Taf. 23 Fig. 25). Sie haben eben bei unserer Meduse die Form von Kölbchen mit aufgetriebenem Köpfchen und verengtem Fuße. Unsere junge Meduse hat genau ebensolche Otoporpen. Die Übereinstimmung ist derart genau, dass, abgesehen von der Größe, man sie ebenso wie die Gehörkölbchen von denselben Gebilden einer erwachsenen *Cunina proboscidea* nicht unterscheiden könnte.

Ich glaube, dass das Vorhandensein aller dieser Eigenthümlichkeiten, d. h. Anwesenheit von Magentaschen, die Form der Gehörbläschen und Otoporpen, wozu man noch die kurzen Tentakel hinzufügen kann, vollkommen genügt, um die Identität unserer jungen Meduse mit der erwachsenen *Cunina proboscidea* festzustellen.

Auch mag hinzugefügt werden, dass bei unseren jungen Medusen schon sehr früh der für diese Art charakteristische Rüssel bemerkbar ist.

Junge Medusen von anderen Species unterscheiden sich sofort von den eben beschriebenen durch das Fehlen von Magentaschen. Ihr Gastralraum ist an der Peripherie von einer gleichmäßigen Kreislinie begrenzt, genau wie z. B. bei *Aeginela* (*Solmoneta* Haeck.) *flavescens* Geg. Die Zahl der Tentakel aber und der Hörkolben ist auch bei der zweiten Art dieselbe, wie bei der vorhergehenden, nämlich vom Beginn ihres selbständigen Lebens an acht. Zwischen den Tentakeln bemerkt man die schon ziemlich gut entwickelten Randlappen des Schirmes. Ob ein Festoncanal existirt, kann ich einstweilen nicht sagen. Aber der bloßen Abwesenheit von Magentaschen darf man bei der Unterscheidung dieser Art von der vorhergehenden

keine große Wichtigkeit beimessen, obwohl auch dieses Merkmal von mir bei allen Repräsentanten der zweiten Art ohne Ausnahme beobachtet wurde.

Eine entscheidende Bedeutung hat meiner Ansicht nach im gegebenen Falle die Form der Otoporpen. Diese sind bei der zweiten Art dünn, lang und am oberen Ende kaum aufgetrieben. Ihrem Aussehen nach erinnern sie sehr an die Otoporpen junger Cuninen nach Haeckel (1864, Taf. 9 Fig. 78).

Ich will jetzt nicht eingehender bei der Klarstellung der Species verweilen, der die eben beschriebenen jungen Medusen angehören könnten, sondern komme darauf später zurück, jetzt aber wende ich mich wieder *Cunina proboscidea* zu.

Wie wir oben sahen, kann als festgestellt gelten, dass diese Meduse aus den Knospen hervorgeht, die sich an den im Magen von *Carmarina hastata* Haeck. parasitischen Colonien entwickeln. Wie sich aber die Carmarine mit ihrem Parasiten inficirt, das bleibt einstweilen räthselhaft und unaufgeklärt.

Directe Versuche anzustellen gelang leider auch mir nicht, aber ich denke, aus meinen Beobachtungen über Entwickelung und Bau der Embryonen in der *Cunina proboscidea* dürfen schon einige sehr wahrscheinliche Folgerungen gezogen werden. Wie oben gezeigt worden, haben viele Organe dieser Embryonen am Ende ihrer Entwickelung, anders gesprochen, der jungen Medusen, einen rudimentären Bau. Die Gallerte in ihrem Schirme entwickelt sich fast gar nicht, das Velum ist rudimentär, und — was das Wichtigste ist — das den Gastralraum auskleidende Entoderm hat einen total rudimentären Bau. Nur die Geschlechtsorgane, oder genau gesprochen, die Eier und Spermien, haben ein ganz normales Aussehen und sind in sehr großer Menge entwickelt, so dass diese Generation unserer *Cunina*, wie ich schon oben zeigte, das Aussehen von Säcken voll Geschlechtszellen hat.

Es ist klar, dass diese Medusen zu einem selbständigen Leben nicht befähigt sind, und ich glaube, man kann mit einem guten Theil Wahrscheinlichkeit behaupten, dass sie eben zur Inficirung von *Carmarina* mit ihrem Parasiten dienen.

Mehr als wahrscheinlich ist es, dass letztere Meduse, die nach dem übereinstimmenden Urtheil von J. u. L. Metschnikoff (1871) und Uljanin (1876) sehr oft zusammen mit *Cunina proboscidea* und *rhododactyla* Haeck. getroffen wird, die in Menge und oft von unserer *Cunina*, wie ich auch zu beobachten Gelegenheit hatte, ent-

lassenen jungen Medüslein frisst. Dabei können, da im Innern ein und desselben Mutterthieres sowohl männliche wie weibliche junge Medusen gefunden werden, diese sehr leicht zusammen in den Magen von *Carmarina* gelangen.

Nach der Befruchtung entwickeln sich dann aus den Eiern dieser 2. Generation von *Cunina proboscidea* offenbar jene Embryonen, die nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Uljanin (1876), Metschnikoff (1881 u. 1886), Tichomiroff (1887) und Korotneff (1888) erst im Gastrovascularraum ihres Wirthes, d. h. der *Carmarina hastata* umherwandern, sich dann in dessen Magen festsetzen und ganze Colonien von *Cunina proboscidea* bilden.

Wir dürfen daher mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, dass ihr Entwickelungscyclus sich aus zwei Generationen zusammensetzt, von denen die eine, die ein Schmarotzerleben führt, noch durch Knospung ihres Larvenstadiums und dadurch erfolgende Bildung von Medusencolonien complicirt wird. Aus den Eiern der Medusen, die von dieser Colonie losgerissen werden, entwickelt sich in ihrem Entoderm und im Gastralraum die zweite rudimentäre Generation, die zur Infection von *Carmarina hastata* dient.

Nachdem wir so die Entwickelung von *Cunina proboscidea* Metschn. klargelegt haben, scheint es mir möglich, auf dem Wege der Analogie einige Schlüsse über den Cyclus einer anderen *Cunina* zu ziehen, die eben solche »innere Knospen«, wie die von mir beobachteten, zeigt. Wie bekannt, fand schon Kölliker (1853) im Innern der *Cunina*, die er beschrieb und *Eurystoma rubiginosum* nannte, eine andere kleine Meduse aus derselben Familie, hielt sie aber sogar für ein anderes Genus und nannte sie *Stenogaster complanatus*. Danach beschrieb Metschnikoff (1871) zahlreiche Embryonen, die genau mit *Stenogaster complanatus* übereinstimmten, im Gastrovascularraum der Haeckelschen *Cunina rhododactyla*, die er in seiner anderen Arbeit für identisch mit Kölliker's Meduse ansieht.

Während meiner Anwesenheit in Neapel untersuchte ich ebenfalls oft eine Cunine, die im Gastrovascularraum Embryonen enthielt, die mit den von Kölliker und Metschnikoff beschriebenen identisch waren. Die Cunine selbst glich in der allgemeinen Körperform, in Färbung und Länge der Tentakel und der Form ihrer Otoporpen genau *Cunina rhododactyla* Haeck. Aber sie unterschied sich davon bedeutend darin, dass sie keine Magentaschen hatte, so dass man sie zu Haeckel's *Polyclopa* als neue Art stellen müsste. In Hinsicht darauf aber, dass dieselbe Meduse ohne allen Zweifel

schon Kölliker sah, danach Metschnikoff, Uljanin und Andere, denke ich, sie stellt Kölliker's Meduse vor. Ich kann mich hier nicht auf eine nähere Untersuchung der Frage nach der Identität dieser Meduse mit *Cunina rhododactyla* einlassen und will nur darauf hinweisen, dass folgender Umstand sie mehr als wahrscheinlich macht.

Wie ich schon oben bemerkte, unterscheidet sich Kölliker's Cunine von der Haeckel's nur durch die Abwesenheit der Magentaschen, aber bei Spiritusexemplaren nimmt ihr im lebenden Zustande ganz runder Magen eine eckige Form an, wobei jedem Tentakel stets eine Vorragung entspricht, die in beide Peronialcanäle übergeht, während dem Zwischenstück zwischen den Tentakeln eine Einsenkung entspricht. Offenbar hat Haeckel diese paaren Peronialcanäle, die den sogenannten Festoncanal bilden, für Magentaschen angesehen.

Mit Rücksicht auf alles dies, und um nicht neue Verwirrung in die Systematik der Narcomedusen hineinzutragen, belasse ich der von mir gesehenen Meduse den Namen *Eurystoma rubiginosum* Köll. und halte sie für identisch mit der von Kölliker und Metschnikoff gesehenen und mit *Cunina rubiginosa* und *C. rhododactyla* Haeck.[1].

Diese Meduse enthält auch nach meinen Beobachtungen, wie ich schon oben zeigte, im Gastrovascularraum Embryonen. Leider erhielt ich sie in weit geringerer Zahl als *Cunina proboscidea* und konnte daher bei ihr die Entwickelung der Embryonen nicht verfolgen, aber es genügen schon vollkommen die wenigen Schnitte durch diese Meduse, die ich besitze, um sagen zu können, dass wir auch hier die Entwickelung einer zweiten kleineren Generation im Entoderm der Mutter vor uns haben.

Wenn wir uns erinnern, was ich von den Medusencolonien sagte, die im Magen von *Carmarina* schmarotzen, so zwingt sich uns von selbst die Vermuthung auf, dass eben dieses *Eurystoma rubiginosum* Köll. der zweite Parasit von *Carmarina* ist. So folgt aus dem oben Dargelegten, dass es keine besondere Art *Cunina*

[1] Ich halte es nicht für möglich, meine Meduse zu Haeckel's *Polyclopa* zu stellen; außer den oben angegebenen Gründen schon deshalb nicht, weil ich die Theilung der Cunanthidae, in denen neuerdings Maas (1904) viele Species gestrichen hat, und Peganthidae auf den bloßen Bau des Gastrovascularsystems hin nicht für richtig halte. Es genügt hier, als Beispiel anzuführen, dass sogar so nahe Species, wie *Solmissus albescens* (Gegenb.) und *Aeginela* (*Solmoneta* Haeck.) *flavescens* Gegenb., die von Haeckel selbst zu ein und derselben Familie gestellt wurden, sich ebenso von einander unterscheiden, wie *Cunina proboscidea* Metschn. und *Eurystoma rubiginosum* Köll.

parasitica der Autoren giebt, sondern dass im Magenraum von *Carmarina* zwei Cuninen parasitiren, von den die eine, wie ich bestimmt nachwies, *Cunina proboscidea* Metschn., die andere aber höchst wahrscheinlich *Eurystoma rubiginosum* Köll. ist.

Außerdem ist dieses Schmarotzerthum, wie wir sahen, mit Generationswechsel verbunden, wobei die eine Generation sich im Gastrovascularraum der anderen entwickelt. Letztere entsteht bei *Cunina proboscidea* nicht, wie Metschnikoff annahm, aus besonderen Sporen, sondern aus Eiern, die in normaler Weise befruchtet werden und ihre Entwickelung im Entoderm der Mutter durchlaufen. Der letztere Umstand unterliegt nach dem, was oben über die Entwickelung dieser Meduse gesagt wurde, wie mir scheint, keinem Zweifel. Aber bei *Eurystoma rubiginosum* Köll. geht sie, so weit ich nach meinen, einstweilen an Zahl geringen Schnitten durch diese Meduse urtheilen kann, in complicirterer Weise vor sich, als bei *Cunina proboscidea*. Die Klarstellung dieser Besonderheiten behalte ich mir für eine weitere Arbeit vor.

Jetzt will ich nur noch bemerken, dass bei *Cunina Köllikeri* Fr. Müll., bei der von dem Autor ebenfalls sogenannte innere Knospen beschrieben wurden, vielleicht genau dasselbe beobachtet wird, was wir bei *Cunina proboscidea* sahen. Müller (1861) fand »Knospen« im Gastrovascularraum solcher *Cunina Köllikeri*, in denen er auch viele lebende Spermien bemerkte, und hielt daher, weil er keine Schnitte machte, ganz begreiflich solche Exemplare für Männchen; Weibchen sah er gar nicht. Ich erlaube mir hier die Vermuthung auszusprechen, ob das nicht in der That Weibchen, und die Spermien in ihnen Einwanderer waren, die in das Entoderm zur Befruchtung der Eier gelangen wollten, die nach Analogie mit *Cunina proboscidea* auch bei der amerikanischen Species sehr klein sein müssen.

Dafür, dass auch die amerikanische Cunine einen solchen Generationswechsel besitzt, spricht der Umstand, dass bei der amerikanischen Geryonie *Liriope*, die ebenfalls von Fr. Müller beschrieben wurde und zusammen mit seiner Cunine vorkommt, im Magen Colonien von knospenden Cuninen gefunden wurden, deren junge, eben von der gemeinsamen Colonie losgerissene Individuen nach Müller's eigenen Worten sehr seiner *Cunina Köllikeri* gleichen.

So sehen wir denn, dass die von mir beschriebene Entwickelung der 2. Generation von *Cunina proboscidea* und das unzweifelhafte Hervorgehen der 1. Generation aus parasitirenden Colonien uns gestatten, sehr einfach und genügend die Entstehung und den räthsel-

haften Wechsel der Generationen bei den Cuninen zu erklären, in deren Gastrovascularraum sogenannte innere Knospen beobachtet wurden, die aber wirkliche Embryonen vorstellen, die sich aus Eiern entwickeln. In allen diesen Fällen geht offenbar der Wechsel zweier Generationen vor sich, der dadurch complicirt wird, dass sich die eine durch Knospung am Polypen vermehrt, der ein Schmarotzerleben im Magen einer Meduse aus einer anderen Familie führt und aus Eiern der 2. Generation hervorgeht, die sich im Gastrovascularraum von Medusen entwickelt, die Knospen der parasitirenden Polypen sind. So besteht der Cyclus dieser Cuninen in Folgendem: aus dem Ei der kleinen Generation entwickelt sich ein Polyp, der ein Parasitendasein führt und durch Knospung einer Generation größerer, ein freies Leben führender Medusen das Dasein giebt. Im Gastrovascularraum der letzteren entwickelt sich aus deren Eiern die kleine Urgeneration.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 29 und 30.

Buchstabenerklärung.

ax Fermentzellen (Eiweißzellen).
ek Ectoderm.
ek.z Ectodermzellen.
en Entoderm.
en.d dorsales Entoderm.
en.l Entodermlamelle.
en.v ventrales Entoderm.
f.c Festoncanal.
g Genitalzellen.
gb Gehörkölbchen.
m.z Mucinzellen.
N Nervenring.
n und *n'* Zellen-Trägerinnen.
oc Ovocyten.
oo Oogonien.
sp Spermatozoon.
st.l Stützlamelle.
st.z Stroma der sternförmigen Zellen.
t Tentakel.
v Velum.

Tafel 29.

Fig. 1. Schnitt durch eine ausgewachsene *Cunina proboscidea* Metschn. Vergr. etwa 3mal.
Fig. 2. Theil eines Schnittes durch die Subumbrella aus der Mundgegend. Vergr. 220.
Fig. 3. Dasselbe aus der mittleren Zone. Vergr. 375.
Fig. 4. Schnitt durch die Genitalorgane eines Weibchens. Vergr. 1040 Imm.
Fig. 5. Schnitt durch die Subumbrella eines alten Weibchens. Das Ectoderm schon ohne Eier. Vergr. 375.
Fig. 6. Schnitt durch die Genitalorgane eines Männchens. Vergr. 1040 Imm.
Fig. 7. Dasselbe; man sieht die Theilung zweier Spermatocyten 2. Ordnung. Vergr. 500 Imm.
Fig. 8. Schnitt durch die Subumbrella eines Männchens. Vergr. 520 Imm.

Fig. 9. Schnitt durch das Entoderm eines Weibchens mit einem Ei darin. Vergr. 1040 Imm.
Fig. 10. Durchgang eines Eies durch die Stützlamelle. Vergr. 500 Imm.
Fig. 11. Zwei Tochterkerne einer soeben getheilten Oogonie der letzten Generation. Anfang des Zerfalls der Chromosomen. Vergr. 1040 Imm.
Fig. 12 u. 13. Weitere Stadien des Zerfalls der Chromosomen. Vergr. dieselbe.
Fig. 14. Kern einer Oocyte 1. Ordnung vor Durchgang durch die Stützlamelle. Vergr. dieselbe.
Fig. 15—18. Veränderungen des Keimbläschens vor der Bildung der Chromosomen der 1. Richtungsspindel. Vergr. dieselbe.
Fig. 19. Ei aus dem Mutterentoderm mit einem Spermatozoon daneben. Vergr. dieselbe.
Fig. 20. Kern einer Ovocyte 1. Ordnung vor der Bildung der 1. Richtungsspindel. Vergr. dieselbe.
Fig. 21. Viergruppenbildung. Vergr. dieselbe.
Fig. 22. 1. Richtungsspindel. Vergr. dieselbe.
Fig. 23. Ei mit zwei Polzellen. Vergr. dieselbe.
Fig. 24. Befruchtung. Vergr. dieselbe.
Fig. 25. Ei- und Samenkern im Ei. Vergr. dieselbe.
Fig. 26. 1. Theilungsspindel. Vergr. dieselbe.
Fig. 27. Tochtersterne der 1. Theilung. Vergr. dieselbe.
Fig. 28. Zweitheilung des Eies. Vergr. dieselbe.
Fig. 29. Furchungsstadium mit 7 Kernen. Vergr. dieselbe.

Tafel 30.

Fig. 30. Furchungsstadium mit 12 Kernen. Vergr. wie Fig. 29.
Fig. 31. Schnitt durch die Morula. Vergr. 520.
Fig. 32. Etwas späteres Morulastadium. Vergr. dieselbe.
Fig. 33. Noch ältere Larve zusammen mit dem Mutterentoderm. Vergr. dieselbe.
Fig. 34. Larve in der Höhle des Festoncanals der Mutter. *en'* Entoderm der Mutter. Vergr. 320.
Fig. 35. Larve in der Magentasche der Mutter. Vergr. dieselbe.
Fig. 36. Die linke Trägerzelle des vorigen Schnittes. Vergr. 760.
Fig. 37. Larve mit Tentakelanlagen. Vergr. 320.
Fig. 38. Ganze Larve aus der Magenhöhle der Mutter. Vergr. etwa 30.
Fig. 39. Schnitt durch eine Larve mit den Anlagen des Velums und Nervensystems. Vergr. 320.
Fig. 40. Schnitt durch die Anlage der Gehörbläschen und des Velums. Vergr. 760.
Fig. 41. Schnitt durch eine Larve vor dem Austreten aus der Magenhöhle der Mutter. Vergr. 80.
Fig. 42. Schnitt durch eine spätere Hörbläschenanlage. Vergr. wie Fig. 40.
Fig. 43. Rechte Seite der Fig. 41. Vergr. 760.

Studies on the Development of Larval Nephridia.

Part I. *Phoronis.*

By

Cresswell Shearer,

Trinity College Cambridge.

With Plates 31—33.

General introduction.

Some twenty years ago it was pointed out by R. S. Bergh (1) that the provisional larval nephridia of some Oligochaets, Mollusca and the head-kidney of the *Polygordius* larva, were probably one and the same structure, and homologous with the excretory system of Platyhelminths[1]. It consists, in these animals, of a simple or branched tube opening on the exterior, internally being closed by one or many peculiarly modified flame-cells. It lies not in the true coelom, but in the spaces of the mesodermic tissue or blastocoel outside the coelom. Since the adult nephridia, in distinction to the provisional nephridia, have always some relationship with the coelom, Bergh considered the two sets of organs distinct. The adult nephridia were to be homologised with the ducts of the germinal follicles of a Nemertine, while the cavities of these follicles themselves, were to be compared with the coelom of Annelids. It was soon pointed out, that Bergh's objection to the homology between larval and permanent nephridia, on the ground that the former do not lie in the true coelom, does not hold, when we consider that in the forms that Bergh studied, the Gnathobdellidae, the provisional

[1] I am aware that Bergh was by no means the first to express this homology of the larval excretory organs, in fact the whole of Bergh's theory was somewhat forestalled in the well known words of Hatschek, published some time previous: »Die secundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen.« (Stud. ü. Entwickel. der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien 3. Bd. 1878 p. 90).

organs occur only in the anterior part of the larva, where no permanent organs develop, and where the coelom itself is frequently wanting. And also owing to the fact that the cells, the nephroblasts, which in the embryo give rise to both sets of organs, consist of cell rows, the provisional organs arising from the anterior, the permanent, from the posterior portions of these rows; these rows in turn have their origin in a continuous, not a discontinuous embryological basis. Moreover, recent investigation has shown, that the adult nephridia can be closed internally by flame-cells, in a manner similar to the provisional organs; so far as simple structure is concerned, they are essentially the same.

If we classify the Polychaeta according to the form of their nephridia, they are readily separable into two great groups. One of these, which includes most of the Phyllodocids, Glycerids and the Nephthyids (see 9), is furnished with nephridia which resemble the provisional organs of Oligochaets, the *Polygordius* larva, and the protonephridia of Platyhelminths, being closed internally by flame-cells. The other is provided with nephridia that open into the coelom. The structure of this opening, in turn, separates this last group into two subdivisions. In one of these the nephridium opens by means of a large funnel, which arises from the peritoneal epithelium of the coelom, only in the later stages of development joining the nephridium, thereby increasing the effectiveness of this organ as a collector of the products of the coelom. The nephridia of the second subdivision are provided with true coelomic openings, or nephrostomes, which are much smaller, and never develop into the great funnel-like openings of the previous group.

If we endeavour to determine which is the most primitive of these three types of nephridia, we select the flame-cell form of nephridium, from its resemblance to the excretory tubules of Platyhelminths. This opinion is supported by the fact, that this type of nephridium is found in larval forms, and also by the fact that in certain of these larvae, while the nephridia are at first of this form, as development proceeds, they gradually lose their flame-cells and acquire openings into the coelom.

I have examined the head-kidney in a number of Trochophore larvae[1], and I have never found this structure opening into the body-cavity (blastocoel). The whole organ is justly comparable to an

[1] *Eupomatus uncinatus*, *Hydroides pectinata* and *Pomatoceros triqueter*.

enlarged flame-cell, the tube of the flame-cell answering to the canal of the head-kidney. Thus the head-kidney, the nephridium of the first segment of those Polychaeta that pass through a Trochophoral stage, never develops beyond the flame-cell condition.

Beyond this mere resemblance therefore, there are reasons for regarding the flame-cell type of nephridium as the most primitive, and as being derived phylogenetically from the flame-cells and protonephridia of lower forms.

The present work was undertaken in the hope of proving this on a basis of development. It has been my first aim to study the origin and growth of the flame-cells, the characteristic feature of the larval nephridium. For these cells GOODRICH (9 pag. 442) has recently proposed the name of "Solenocyte", by which it is best to designate them in future. If we compare them with the flame-cells of Nemertines as described by BÜRGER, the resemblance is remarkable. There is the same arrangement of the cell body at the end of a fine canal down which their cilia work, the cell body itself throwing out a number of processes. The comparison of some of the figures given in the following paper with the drawings of the excretory organs of *Drepanophorus* given by BÜRGER (2) brings ut I think a number of striking resemblances. (Compare figs. 5, 6, 7 of BÜRGER's paper with figs. 11, 16 and 25 of the present paper.)

At present it is perhaps premature to speculate regarding the amount of morphological importance to be attached to these solenocytes. Their wide distribution in the class of the Polychaeta, and their presence in such widely separated forms as *Amphioxus*, the *Polygordius* and the Actinotrocha larva, is significant in itself.

A review of a few of the facts, that have been brought to light on the development of the excretory organs, is sufficient I think to convince anyone, that up till now, we have been confusing under the name of nephridium two organs of very different character and origin. One distinctly coelomic, the genital duct and its funnel, the other the true nephridium, which is not necessarily coelomic but may be separated from the coelom altogether. It is true the nephridium may, and often does, come into relation with the coelom; this is a secondary modification and not the original condition. The first and most important function of the coelom has always been the development of the genital cells, the renal excretory function has been acquired later. It is only after this has taken place that the nephridia come into relation with it, when the two organs, genital duct and

and nephridium, are found side by side. Once this exists, various modified conditions arise in which one of these organs replaces the other, or we get a partial fusion of the two structures. It is only on this theory that we can explain the complex organs of some Polychaets, consisting in a genital funnel grafted on the end of a nephridium. It is to be hoped therefore that the study of the development of the solenocytes will furnish fresh evidence against that theory which still regards the true nephridium as a modified but an essential part of the coelom.

Part I. *Phoronis.*

1. Literature.

The conflicting statements to which the study of the development of *Phoronis* has given rise, are gradually decreasing as new facts are brought to light in its life-history. As the result of much of this recent work, the tendency of opinion may now be said to regard the adult, rather than the Actinotrocha larva, as the most suitable place to look for what chordate features *Phoronis* ma possess. Recent work has shown how much Masterman (**17**, **18**) has been influenced by theoretical prejudices in his conception of the structure of this interesting animal. Yet the concurrent work of Ikeda, Goodrich, De Selys Longchamps and Cowles has nevertheless shown that there are at least three body-cavities in the larva, of which two are undoubtedly coelomic. This taken with the Trochophore characters possessed in the early stages, make it a curious puzzle. The more one considers these early stages up till the time the larva begins to assume the Actinotrochal stage, the more one is impressed by the Trochophoral characters it possesses; the more one examines it after this stage is reached, the more one is influenced by the many features it has in common with the Brachiopoda and the Hemichordata. Conklin (**5**, pag. 70) in a recent paper has gone even so far as to say that with the exception of the segmented coelom, there is no essential difference between the Actinotrocha larva and the Brachiopod larva, but Conklin's conclusion was based on the work of Masterman, who is mistaken in regarding the preoral coelom of *Phoronis* like that of Brachiopods a gut diverticulum. There are evidences in the structure of the adult *Phoronis* however to warrant the suggestion first put forward

by Caldwell (3) that this animal is related to Brachiopods, and in a minor degree to Sipunculids and possibly the Polyzoa.

It is beyond the scope of the present paper to enter into a discussion of the systematic position of *Phoronis*, especially as the subject has been so thoroughly reviewed in the recent papers of De Selys Longchamps (25 pag. 102) and Harmer (13 pag. 114).

In many important memoirs, the nephridia have been overlooked, or have received but scanty notice. While some find them opening into the body cavity, others find them closed, and others again have found no trace of them in the larva. Only within the last few years have they been the subject of careful examination. Goodrich (11) was the first in 1903, to draw attention to the fact that the Actinotrocha larva possessed nephridia furnished with solenocytes similar to those of Polychaets. Since then several important papers have appeared.

It is now evident that these organs are limited to a single pair, situated in the third division or trunk region of the larva, and that they are closed, never opening into the body cavity or the primitive space of the blastocoel in which they develop. They are in fact typical larval nephridia, furnished with solenocytes similar in all respects to the solenocytes of *Glycera* and *Phyllodoce* among the Polychaets. They belong to the category of true nephridia and as such are quite different from the nephridia of *Peripatus*, Pulmonata, and some Chaetopods, which are differentiations of portions of coelom and so modified genital ducts. The existence of the solenocyte type of nephridium in the Actinotrocha is a fact of some morphological importance as it adds the Phoronidea to that class of animals possessing nephridia of this primitive type.

Wagener (26) in 1847, was the first to describe the nephridia in the Actinotrocha larva though he misunderstood their nature. He figured the solenocytes on the ends of the nephridial canals as spermatozoon-like bodies, and considered the larva an adult form. His figures are remarkably good and all the main features of the larva are shown. He draws the retractor muscle strands running from the region of the oesophagus to the nephridia very clearly, structures which Ikeda has recently redescribed. For the observation of the nephridia, *Actinotrocha branchiata*, the form Wagener studied, is very favourable. The nephridial canals are conspicuous and the solenocytes attached to their ends very numerous.

In 1883, thirty six years later, Caldwell (3) was the first to

give a description of these structures, as well as to follow in part, the development of the nephridia. His account remaining for many years the only one we possessed, it has become well known from text-books. Attached to the ends of the nephridial canals CALDWELL described a number of cells of peculiar form. "Each cell has a nucleus and a process similar to those of the ordinary mesoblast cells. By one of these the cell is attached to the end of the large canal. This process is larger than the fine process and has a cylindrical form. By the canal formed inside the cylinder, small brown concretions seen in the cell itself pass into the larger canal and so to the exterior. ... At no time during the free-swimming life of the larva does the excretory canal system open into the body-cavity" (pag. 376). Regarding the origin of the nephridia, CALDWELL (**4**) in a paper published subsequently to the one just quoted, thought they arose in connection with the diverticula into which the anal pit divides. These open on the exterior in the middle line. "The closure of this opening proceeds in such a way that each pouch remains open to the exterior by a small pore on either side. ... I believe — that each pore persists as the opening of the nephridium of its own side." The formation of the excretory cells which lie in the blastocoel and not in the body-cavity, — "I have independently traced from the mesodermic cells of the posterior pouches". Finally CALDWELL quoted HATSCHEK as believing that the whole organ arose from the mesoblast (pag. 19).

IKEDA (**14**) was the next to give a detailed description of the nephridia. He also ascribed their origin to CALDWELL's posterior pouches. The anal pit sinking in from the ectodermal surface forms two pouches which in time give rise to two blind tubes which project into the preseptal haemocoel, forming the nephridial canals; a certain number of mesenchyme cells attach themselves to the ends of these tubes and become later the solenocytes. He places these organs under the heading of mesoblast, although the nephridial canals are of ectodermal origin, "the organs as a whole bear intimate relations to the mesoblast". Of some interest is the discovery by IKEDA of a pair of retractor muscles running down from the oesophagus to the body wall in the region of the nephridia, which resemble the retractor muscles of the Trochophore larva.

DE SELYS LONGCHAMPS (**24**, **25**) has confirmed many of the points in CALDWELL's and IKEDA's description of the nephridia. First, that they never open into the body cavity, and secondly,

they arise in intimate connection with the mesenchyme. Their canals are also according to his observations formed from the sinking in of the anal pit and its division into diverticula. Regarding the origin of the solenocytes he made no direct observations, but thinks that Ikeda has advanced no conclusive proof of their origin from mesenchyme cells.

It is to Goodrich (**11**) that we owe the most complete résumé and description of the nephridia and their relations to the body cavities. In the fully grown Actinotrocha larva the nephridia do not open into the body cavity. The excretory cells found at the ends of the nephridial canals are similar in all respects to the solenocytes found in connection with the nephridia of Polychaets. The nephridia open to the exterior ventrally behind the septum dividing the closed posterior trunk coelom from the anterior preseptal haemocoel, into which they project and end blindly. During metamorphosis the nephridia probably lose their solenocytes and acquire openings into the coelomic cavities by means of peritoneal funnels. This last however he did not determine by direct observation.

Cowles (**6**) in *A. architecta* has been able to confirm most of the points brought forward by Goodrich. The nephridia do not open into the collar cavity but end in thin walled bulbs to which the excretory cells are attached. These along with the canal of the nephridium are probably of ectodermal origin.

Thus there is a more or less unanimous agreement that the nephridia arise in some way from the posterior pouches, that they do not open into the body cavity, are furnished with solenocytes, which may or may not be derived from the mesoderm, and that the funnel openings of the adult nephridia into the body cavity are a secondarily acquired feature, possibly of peritoneal origin. As regards the body cavities there is still considerable diversity of opinion and much remains to be done in elucidating their relationships.

2. The early origin of the mesoderm.

As the first appearance of the larval nephridia is essentially connected with the early origin of the mesoderm and the development of the body cavities, I have followed the process of gastrulation and the first appearance of the mesoderm with some care. Both the species[1] which I have studied agree with one another in all

[1] For material and methods see end of paper.

essential respects. Except in several minor features I can corroborate most of the recent accounts of the origin of the mesoderm.

I have been unable to find any trace of the blastocoelic pore mentioned by IKEDA as present at the end of segmentation. I have also been unable to find the mesoderm arising from lateral archenteric folds. According to IKEDA (**14**) this is one of the principal sources of the origin of the mesoderm in the Japanese species.

The blastulae are frequently very irregular in shape from mutual pressure in the tentacles of the adult, individual cells being pushed out of place. Till the end of invagination no cells are to be distinguished in the segmentation cavity. On this point the majority of modern workers seem to agree, while earlier workers, dependent on optical sections alone, usually figure mesenchyme cells in the segmentation cavity during and after invagination. As invagination takes place over the entire ventral surface of the blastula the segmentation cavity is completely obliterated by the folding up of the ventral upon the dorsal surface (pl. 31 figs. 1—4). Shortly after this bilateral symmetry makes its appearance by the elongation of the gastrula in one axis (fig. 6). The lips of the blastopore close up rapidly from behind forwards meeting in the median line. Along this line of closure, over a short area where the lips of the blastopore are meeting, is a region said to give rise to mesoderm (fig. 5). I have examined this area repeatedly by means of sections without being able to see the actual formation of mesoderm cells. I believe that the active cell proliferation of this region has to do solely with the closure of the blastopore and not with the origin of mesoblast. Later however, there is an active formation of mesoderm on either side of the line along which the blastopore has closed. This takes place by individual cells being pressed into the segmentation cavity between the two layers from the endoderm (fig. 7). Towards the end of invagination a certain number of mesoderm cells have made their appearance from the ends of the invaginating endoderm cells. These are especially numerous over that region of the endoderm which will be later the pre-oral region. In the larvae from Faro these cells at this stage form what seems a closed sac (figs. 26 and 27). This is similar to the sac described by COWLES in *A. architecta* (**6**). This sac grows larger with the growth of the pre-oral region, so that it comes to have a horse-shoe shaped form, the two horns of the shoe extending back into the trunk region, where they are formed of the mesoderm cells derived from division from the lateral walls

of the closed primitive streak, as mentioned above. I do not think that this structure is a true sac, in many larvae it is very imperfect, in some larvae being represented by a few scattered cells[1]. It cannot be compared for a moment to the sac that later gives rise to the large trunk coelom. It is perhaps almost unnecessary for me to add that it is not a diverticulum of the gut, being formed strictly by the irregular proliferation of cells from the anterior wall of the archenteron. The body walls of the larva at this stage become much thicker, and there is a rapid increase in size. The terminal portion of the primitive streak ends at the pointed end of the larva in a slight depression which is the "anal pit" (fig. 27).

On the external surface the primitive streak soon disappears from the rapid growth of the ectoblastic elements. The anal pit alone remains to mark its former posterior point. In transverse sections of the larva through the blastopore one finds a slight depression just inside the blastopore on either side. These I take to represent the anterior diverticula of CALDWELL. They do not seem to develop beyond the stage of very shallow depressions, and never give rise to diverticula as in the Japanese species. I cannot find that they take any part in the formation of mesoderm. In the Faro larva, they reach about the stage represented in CALDWELL's (4) fig. 8, after which they disappear. Soon the pre-oral lobe bends down ventrally, as shown in figs. 8, 9 and 26, the anal pit at the posterior end of the larva becoming deeper and more marked. I consider the anal pit to mark the former terminal point of the primitive streak, although this has been much debated, the actual pit itself is a later development. The anal pit therefore cannot strictly be called a portion of the blastopore, but is a growth from the ectodermic surface, it rapidly grows at the expense of the ectodermic cells which sink in as the pit forms. After this stage it is best to call it by the more suitable name of nephridial pit, as the nephridia subsequently arise in connection with it. I think the whole growth and closure of the blastopore in *Phoronis* point to this opening as being the original opening of both mouth and anus. The close relation of the anus to the terminal portion of the primitive streak points to its formerly being included within this structure as a part of the blastopore.

The formation of mesoderm in *Phoronis* is a general process in which the whole endoderm takes more or less part. In

[1] See page 505 further discussion.

certain parts of the mesendoderm this separation is more marked than in others, especially in the regions of the endoderm lateral to the primitive streak and in that region towards what will be later the pre-oral lobe. Nevertheless the process is a general one in which there is invaginated a mesendoderm from which the mesoderm separates off over the entire surface of the endoderm.

De Selys Longchamps in his latest work (25), is also of the opinion that this process is a general one. He says "le mésoblaste de l'embryon prend son origine uniquement dans des cellules se détachant isolément de l'endoblaste . . . il y a formation, aux dépens du mésendoblaste, d'un mésenchyme primaire et persistance du blastocèle embryonnaire" (pag. 12).

It remains for me to consider several minor points in the origin of the mesoderm. Caldwell has put forward the view that the nephridial pouches give off cells which form the mesodermal lining to the posterior body cavity. In pl. 32 fig. 37 it will be seen that there are mesodermal cells already in this body cavity before the nephridial pouches are formed and while the pouches are too rudimentary to take any part in the formation of these cells. Ikeda has noticed that sometimes mesodermal cells seem as if partially detached from the ends of the pouches and about to separate off, but as I hope to show later these cells are really giving rise to the tube of the nephridial canal and take no part in the formation of mesoderm. They take on a filiform shape with numerous processes, as can be seen partially in fig. 8. But this shape is soon lost and the cells are transformed into the cuboidal cells of the nephridial canal. Contrary to Caldwell's opinion I have shown the pre-oral body cavity, if we are to consider it as such, is from the first unpaired in origin, and not paired as it would be if derived as he believed from the anterior diverticula. In returning to Caldwell's former view that the anal pit marks the old terminal position of the primitive streak, I know that this is contrary to what Ikeda has shown to be the case in *Ph. ijimai*. He has shown that in this species there is no genetic connection between the primitive streak and the anal pit, as the primitive streak has disappeared some time from the external surface of the larva before the anal pit has appeared. This is not the case, however, with the larva of *Ph. hippocrepia* and that from Faro, where the ectoblastic elements grow somewhat more slowly. The primitive streak is still marked somewhat faintly on the external surface as a slight depression of the ectoderm

when the nephridial pit is well formed. The anus forms much later, breaking through from the posterior portion of the gut or rectum, which has formed in turn as an outgrowth of the stomach. The anus is thus a new formation, and there is no evidence to support CALDWELL's contention that this structure is also a part of the primitive streak.

ROULE (21) has attempted to divide the mesoblast of *Phoronis* into a primary mesenchyme, and a mesoderm, corresponding roughly with the larval and definite mesoderm of Annelids. Unfortunately this last structure gives rise to the "bandelettes mésodermiques" which are nothing but the diverticula of the nephridial pits which he has mistaken for mesoblast bands. The coelom he derives from the splitting of these bands, which as I hope to show is not the case, for the early coelom is at first unpaired, which would not be so if it were derived from the hollowing out of these bands. As far as I have been able to observe no distinction can be drawn between the mesoderm cells derived from the anterior and those derived from the posterior portion of the larva; they are all alike, and resemble in their irregular shape and processes the larval mesenchyme of Annelids.

3. The nephridial pit and nephridia.

In young larvae taken from the tentacles of the adult the anal or nephridial pit is well seen as a slight flattening or depression on the posterior end of the larva (pl. 31 figs. 8 and 9). From the relatively transparent condition of the ectoderm in the early stages, the development of the pit can be readily followed in surface views. It arises as a simple inpushing of the ectoderm, in the formation of which the mesoderm takes no part. In sections the pit is seen (pl. 32 figs. 30, 31, 37) to project inwards and downwards below the posterior portion of the gut or stomach. The thinnest part of the pit wall is that next the stomach, and here in places it is so thin as to seem almost as if opening into the blastocoel; careful examination, however, shows there is never an opening at this point (fig. 31). In fig. 37, which represents a coronal section through a young larva of about the age represented in fig. 8, internally the nephridial pit is seen to have divided into two lateral horns or diverticula. From these subsequently arise the nephridia. The diverticula develop as simple folds in the wall of the pit. In fig. 30 representing a sagittal section slightly lateral to the median line,

the lumen of one of the diverticula is shown cut in the section. As the larvae grow the ends of the diverticula are drawn out into processes, and these are the rudimentary nephridia (figs. 8 and 10). By the time the rudiments of the nephridia have made their appearance, the original cavity of the pit with its median opening on the exterior has become much reduced in size. First this median opening (figs. 27, 37, 38) becomes partially obliterated, and then divides into two portions, which remain as the openings of the two nephridia. The rapid growth of the anal end of the larva separates the openings so that they come to take lateral positions, one on each side of the anal papilla (figs. 43 and 50). This obliteration of the pit is caused by the formation of the anus and rectum, which forms at this time, as an outgrowth from the stomach or gut. This forces the pit in a ventral direction, and at the same time partially closes it up.

Once the rectum is formed, the nephridial pit rapidly disappears, and nothing remains but these diverticula having separate openings, one on either side of the anus. A depression, however, for some time marks the former position of the pit, on the external surface, below the anal papilla. The rudiments of the nephridia rapidly lengthen out into bulbshaped tubes (pl. 31 figs. 10 and 15). The nuclei in the walls of these tubes are large and readily distinguishable, and largest at the growing end of the bulb. As the tubes lengthen, they lose their bulb-like character, and assume the typical appearance of the nephridia, as in fig. 12. Figs. 11, 16, 25 and 29 represent various stages in this change. The solenocytes develop as direct outgrowths of the tube wall, and are at first large and irregular. They soon aggregate at the distal end of the tube, where they take on the appearance they present in the fully formed nephridium. Fig. 28 represents the fully developed larval condition. The solenocytes are therefore especially developed cells of the nephridial wall, and so with the nephridium are of ectodermic origin. In the early stages of their development they often appear to throw out irregular protoplasmic processes as in fig. 11. These processes have, no doubt, given rise to their being mistaken for mesodermic cells of the blastocoel in which the nephridia lie free at this time. In the later stages, as in figs. 12 and 28, the solenocytes are more regular in form, and in the living condition look not unlike a small cluster of grapes at the end of the long nephridial tube (fig. 55).

The lumen of the nephridium forms early, and is seen almost from the first as a clear space in the centre of the mass of

cells composing the rudiment of the nephridium. The exact steps by which the organ composed of a few cells is transformed into the many celled one of the fully grown larva are somewhat difficult to follow, but it is doubtless from the rapid division of these cells composing the nephridial rudiment, since their nuclei rapidly decrease in size as the nephridia develop.

The solenocyte tubes form late, and apparently very shortly before the nephridium becomes functional. The external openings of the nephridia on the ectodermal surface are remarkably small. I have never been able to observe them, either in sections or in whole preparations, although the spot where this opening is situated is readily distinguishable on the surface of the larva from a collection of pigment about it.

In the larva of *Ph. hippocrepia* the nephridial pit is much deeper and better marked than in the Sicilian larva (fig. 46 and compare figs. 38 and 37). In *Ph. Sabatieri*, Roule has denied strongly the existence of this structure, but De Selys Longchamps (25) has since found it well marked in this species. He has also found evidences of the pit in the small and peculiar larva of *Ph. Mülleri*, where it develops in a manner similar to the way its develops in other larvae. Masterman has also found it in the larva in which he formerly denied its existence. There is no doubt therefore that in all Phoronid larvae it is present in the early stages. The merit of its rediscovery since the time of Caldwell is due to Ikeda, who was also the first to show that the nephridia arose in connection with it.

The exact morphological significance of the nephridial pit is not obvious, as there is no similar structure in any of the animals to which *Phoronis* may be related, to be compared with it.

Schultz (23) regarded it as the rudiment of the ventral pouch or metasome, which of course appears much later, as Ikeda has pointed out. It has several times been mistaken for the formation of a proctodaeum, and this mistake is the more readily made from its close relation to the rectum or gut. It is worthy of note that in the Trochophore larva the gut opens on the exterior at the ventral end of the larva in a large and conspicuous proctodaeum of ectodermal origin, into this proctodaeum open on either side the head-kidneys some distance from its external orifice[1]. Now the relationship of

[1] E. B. Wilson was the first to call attention to this condition in the Trochophore of *Hydroides*. I have confirmed this on good number of species, as *Pomatoceros*, *Eupomatus*, and it is probably the case in all typical Trochophores.

the developing nephridia of *Phoronis* to the anal or nephridial pit is similar to the relationship existing between the head-kidneys and the proctodaeum in the Trochophore. As there are many resemblances between the Actinotrocha larva and the Trochophore it is not impossible that the anal pit in the young Actinotrocha represents the proctodaeum of the Trochophore. There is certainly no proctodaeum in the Actinotrocha, as the anus is a new formation appearing rather late at a period when the larva has developed at least two pairs of tentacles. This tends to support this view.

From the foregoing account of the origin and development of the nephridial pit it will be seen that it has nothing to do with the formation of mesoderm in the posterior part of the larva. It is solely an ectodermal structure which gives rise to the nephridial tubes, these in turn giving rise to the solenocytes. The distal ends of the nephridia hang free in the blastocoelic space in which they develop, lying entirely outside the coelom, which at this stage is quite small, the solenocytes having already formed on the ends of the comparatively long nephridial canals, while the coelom is still represented by a very small space on the dorsal side of the gut. At no stage during their development do the nephridia open into the blastocoelic space in which they lie.

4. The development of the body cavity.

The body cavity of the trunk region makes its appearance in larvae of about the age represented in fig. 8 (*tr.c*). It appears first as a small collection of cells on the dorsal side of the rectum, or gut, close under the ectoderm. At the time when they are first distinguishable, they consist of a small mass of cells, some ten to fifteen in number, closely applied to the wall of the gut. Whether they are derived from this structure, or are only a local accumulation of the scattered cells of the blastocoel at this point, I have been unable to determine. Although I have repeatedly looked for them in larvae of this age, I have never observed the actual steps in their origin. From their close connection with the wall of the gut at the time of their appearance, I believe they are really derived from this structure. They are at first closely packed together, but a small space soon makes its appearance in their midst, and this is the beginning of the trunk coelom. In pl. 32 fig. 36 this is well seen as a small space surrounded by cells on the dorsal surface

of the rectum (*tr.c*). This is from the first unpaired, and as it rapidly grows it surrounds the rectum on either side, so that in advanced stages these lateral portions meet on the median ventral line, forming the ventral mesentery. Thus the trunk coelom soon comes to consist of a large unpaired dorsal portion, and two lateral parts surrounding the gut (figs. 33, 39, 41).

In a series of coronal sections, represented in pl. 31 figs. 19 to 24, taken through a young *A. branchiata*, the shape of this cavity can be clearly followed.

The first section passes through a ventral plane, so that the ventral wall of the gut just appears cut in the section. The ventro-lateral portions of the coelom (*tr.c.v*) appear as two narrow slit like sacs one on either side of the gut. As the sections gradually proceed dorsalwards these lateral portions get larger till they finally join in the dorsal cavity (*tr.c.d*). While the coelom is surrounding the gut it is at the same time extending on to the dorsal portion of the stomach, so that it soon comes to fill up all the remaining space in the posterior end of the larva. There is never any trace of a dorsal mesentery in the dorsal portion of the coelom (figs. 14, 35, 40, 42, 45). Cowles (6) in a late stage of *A. architecta*, has figured (fig. 5) what may be a dorsal mesentery in this cavity, but it is of a very doubtful nature, and has, I think, no bearing on the double origin of the cavity.

In larvae of the same age and size, the shape of the coelom varies very much. In some it is well developed, while in others of the same relative size it is still small. In some it is even imperfect. In these last it is the dorsal wall that seems to be wanting, so that in these larvae the coelom seems to consist of two lateral portions surrounding the gut in communication with a dorsal cavity which is in free connection with the original blastocoelic space. I believe that this condition is quite abnormal if it really exists during life. It is certain that in the majority of larvae it is possible to see both in sections, and still more readily in suitably cleared whole preparations, that the dorsal wall of the coelom is quite intact throughout. If this condition does exist during life, and De Selys Longchamps claims it does, I think no importance is to be attached to it. De Selys Longchamps has never been able to find this cavity perfect in the early stages, and in the dorsal region and also in an anterior direction, it is always up to a later date in free communication with the blastocoel. Certainly, in most of the larvae

I have examined this is not the case, as I have already stated, for in transparent larvae such as those represented in figures 17, 18 and 49, the dorsal wall of the coelom can be seen quite plainly in the living state. In the development of *Asterina gibbosa* Mac Bride (16 pag. 368) has drawn attention to the number of abnormal ways in which the coelomic sacs frequently arise in this Echinoderm. One abnormality frequently found, consists in the coelomic epithelium of the gut breaking up into a mass of cells having the appearance of mesenchyme, which choke up the lumen of the coelom. This abnormality may take place at any stage in the differentiation of the coelom. I think this observation is of great interest when taken in connection with the frequency with which the epithelium of the coelom in *Phoronis* lying against the gut is found wanting (fig. 34). Mac Bride has also noted the irregular manner in which the various portions of the coelom often arise in different parts of one and the same larva, and we might justly expect some similar variation in *Phoronis* which possesses so remarkable a life-history. The embryology of animals that pass through a more or less protracted larval development has repeatedly shown us that everything in early development is sacrificed to the immediate needs of the larva. For instance in *Unio* the organisation of the Glochidium is distinctly foreshadowed in the segmentation long before the actual appearance of the Glochidium stage. So in *Phoronis* the development of the coelom may be somewhat modified.

As already stated the nephridia are well developed while the coelom is yet small. They are from the first outside this structure, and ventral and lateral to it. As the coelom grows its lateral portions soon force the nephridia against the inner wall of the ectoderm, and away from the gut. In section (pl. 32 fig. 47) a few cells of the nephridial canal of one side are shown close to this lateral portion of the coelom.

At this time the relative proportions of the nephridia and the coelom are well shown in pl. 31 figs. 13, 18, pl. 32 figs. 44, 49, 53 and 54. Finally in pl. 33 figs. 56 and 58 these relationships are again shown in a diagrammatic figure. From the inspection of these figures it will be seen that the nephridia with their solenocytes project some distance into the blastocoelic space in front of the coelom, and that it is only by the growth of this structure in the fully formed Actinotrocha that the anterior wall of the coelom comes close up to the heads of these organs. By the time this stage is reached a con-

siderable readjustment of the relationships of the various organs in the larva has taken place. This is brought about principally by the outgrowth of the anal region, and the formation of the tentacles. These last arise in pairs, towards the dorsal surface, the most dorsal pair always being the youngest. This is also the case, as CALDWELL pointed out, with the tentacles of the adult, but the adult tentacles at the same time grow laterally, new pairs arising both ventrally and dorsally to the first pair, so that the most ventral of the adult tentacles are not necessarily the oldest. Increase in size seems to correspond with the number of tentacles and their size, as MASTERMAN has shown. About this time the cuticle of the young larvae becomes very opaque and granular, and this added to the greater rapidity of movement acquired by the larva when it has attained two pairs of tentacles make it very difficult satisfactorily to follow the internal changes taking place in living material. The larvae roll themselves up in a ball on the slightest irritation. The rapid outgrowth of the tentacles also adds to the difficulty as they render it impossible to obtain satisfactory side views of the animal.

By referring to pl. 31 fig. 18, it will be seen that the body of the larva can be roughly divided into a pre-oral lobe, and a main trunk region. The pre-oral portion consists of a flexible hood which is often carried folded down over the mouth, on the trunk region. Into the hood, the blastocoelic cavity of the trunk extends, being crossed in all directions by the processes of the mesenchymatous cells which are quite numerous in this portion of the cavity.

The trunk region is composed of the main portion containing the stomach, and a posterior anal papilla, containing the gut or rectum, the nephridia, and the true coelom; and is separated from the stomach portion but faintly, by the line of outgrowth of the tentacles. Thus the body cavity of the pre-oral hood and the trunk, exclusive of the space of the true coelom partially surrounding the gut, is blastocoelic in character. With the growth of the larva the true coelom, which is at first a small sac on the dorsal side of the gut, increases at the expense of this blastocoelic cavity, until in advanced stages the only remaining part of it is the collar space, and the cavity of the hood. The collar cavity[1] which has given rise to so much discussion, is certainly not coelomic, as

[1] The collar cavity of MASTERMAN, not the true coelomic cavity of this region, the preseptal cavity.

Ikeda has shown that it is transformed later into the ring vessel of the adult. De Selys Longchamps has moreover made it clear, that this cavity is distinctly blastocoelic. It has therefore nothing to do with the true coelom, but is probably formed from the remnants of the blastocoelic space in the trunk region not taken up by the true coelom, which is the space surrounding the line of insertion of the tentacles, into which it extends a short distance. Its formation takes place I think in the following manner. As the coelomic sac forms and grows round the gut, and at the same time spreads on to the posterior portion of the stomach, it will be seen from the inspection of pl. 31 fig. 18, that the original blastocoelic space of the larva is confined to the tentacles, and the part of the trunk region about the stomach. Now shortly after this, the anal region starts to grow much more rapidly than the rest, so that the anal papilla containing the gut and coelom is drawn out, so that this part of the larva comes in time to be the largest. The part of the blastocoel surrounding the base of the tentacles thus comes to occupy an anterior instead of a posterior position in the larval trunk. When the fully formed Actinotrocha stage is reached, this space is seen surrounding the larva like a collar at the base of the tentacles, where it retains its position until transformed into the adult ring vessel during metamorphosis. It is plain this cavity is not truly coelomic, the epithelial lining on the stomach is always imperfect, and numerous wandering cells found throughout it denote its haemocoelic nature. The septum between this cavity and the trunk region is formed by the anterior wall of the true coelom of the trunk region which has moved forward.

Contrary to the opinion of De Selys Longchamps I have tried to show that the trunk coelom and the cavity of the collar are never in communication, as the true coelom of the trunk is a closed sac from the first. Late in development only does the true coelom of the collar region form, which Masterman never observed, and this during metamorphosis is transformed into the adult supraseptal cavity. The origin of this cavity is very difficult to observe, in all the material I have been able to collect it is unformed and only in the late stages of the Actinotrocha is it well established. As far as my observations go they would seem to strengthen the statement of Schultz (21) that this cavity is derived by segmentation from the ventral anterior prolongations of the trunk cavity into the collar region. It is hard to see why it should

should not possess a ventral mesentery like the trunk cavity. I think De Selys Longchamps fails to recognise the true morphological import of this space, as it is only in a very wide sense that it can be called a schizocoele. Schultz claims that in the Actinotrocha regenerating after injury it always arises as two anterior diverticula of the trunk coelom, and in some of my sections the trunk coelom projects forward in this region in a manner that is somewhat suggestive of this, for at this period the cavity has not appeared, while in stages a little later the preseptal cavity has made its appearance and rapidly increases in relative size during further development. But the whole subject needs reconsideration and further investigation. Ikeda first described this cavity and Goodrich (**11**) has given a very excellent and detailed description of it, but neither of these authors made any observations on its development. Ikeda mentions it as "already formed in the fully developed larva of every type as a space running along the inner side of the tentacular circle above the septum", and sending a prolongation into each of the tentacles. Goodrich has shown that the cavity terminates dorsally in two horns, which run forward in advanced larvae some distance on either side of the median line towards the ganglion of the preoral lobe. In any case, whatever may be the origin of this cavity, it is at least as much a coelomic cavity as that of the trunk region, for the primitive origin of the coelom in *Phoronis* as a pouch or pair of pouches from the archenteron has long been lost if ever possessed by this animal. Two coelomic cavities at least can be made out in the larva of *Phoronis* not counting the haemocoelic cavity of the preoral lobe and the collar.

Harmer (**13**) has recently advanced reasons for considering the preoral cavity also a modified coelomic space, he suggests that this cavity never acquires full development, from the fact that this portion of the larva is not represented in the adult, being thrown off during metamorphosis. In very young larvae especially those of Sicilian species, pl. 31 figs. 26 and 27, I have already pointed out how well marked this cavity is, and in the American species *A. architecta*, Cowles (**6**) has found it even more pronounced. As development proceeds the sac-like nature of the cavity becomes less and less distinct. And this would lend support to this suggestion of Harmer's that it was originally coelomic. It is however at no stage so well marked and distinct as the coelom sac of the trunk region. Frequently in the early stages as I have remarked (p. 495)

it is very irregularly formed, and in the later stages it is always in free communication with the haemocoelic space of the collar region, and for these reasons I am inclined to consider it with Selys Longchamps as a true haemocoel. It certainly on the other hand bears a striking resemblance to the preoral cavity of the Enteropneusta and *Cephalodiscus* in its general configuration, and in the manner in which the muscle cells develop in relation with it.

For the same reason it may be argued that the preseptal coelom makes its appearance late in development, because it represents the small preseptal coelom of the adult, including the lophophore and the tentacles, which are only required late in development. In this connection Ikeda has observed that the part of the larval tentacle thrown off during metamorphosis is that in which the preseptal coelom is wanting.

Caldwell was of opinion (3) that the trunk body-cavity took its origin in the masses of cells derived from the nephridial diverticula — "in a paired mass of cells which grows out from the first formed sacs (posterior diverticula) and remains separated from the latter by a septum" (pag. 376). This view is now impossible for reasons which I have already mentioned. For it will be seen that at the time the body-cavity arises the nephridial diverticula are some distance from this structure in a ventral direction. I have never observed anything in sections that would tend to support this view.

Hatschek in his Text book of Zoology gives a diagrammatic figure of a young Actinotrocha larva, in which the trunk cavity is represented as consisting in a pair of coelomic sacs one on either side of the gut. This figure has given rise to considerable comment in the recent literature of *Phoronis*; unfortunately it was published without any description. In certain views of the larva, especially ventral views, the two lateral portions of the coelom certainly give a very misleading impression that the coelom is paired as shown in this figure. For instance, fig. 58 which is taken from a reconstruction model of *A. branchiata*. Here the two lateral portions of the coelom which are about to meet on the ventral line certainly look like separate sacs (fig. 57). I believe Hatschek was misled in considering the coelom paired from the examination of the larva from the ventral surface. Masterman (18) shows the trunk coelom arising from two lateral masses of cells on the dorsal side of the archenteron. These masses are at first solid and form part of the

gut wall. I have shown that in the larvae I have studied the first rudiments of the coelom occur much later, and are as far as I can determine unpaired; this by no means precludes the possibility of their paired nature at an earlier date though I have never observed any indications of this.

Ikeda (**14**) whose careful work has done so much towards elucidating difficult points in the development of *Phoronis* unfortunately passes over the origin and early history of this cavity, and only treats of it when it is already well formed, passing from a stage in which there is no septum in the trunk region to one in which this septum is well advanced. Cowles (**6**) states that in larvae of *Ph. architecta*, he has noticed an arrangement of mesodermal cells on the dorsal side of the gut which may be the beginning of the trunk coelom. He says in larvae "with two tentacles I have found an arrangement of mesodermal cells on the dorsal side of the intestine which seems to be the beginning of a sac; this however is not paired. Whether or not this sac and its cavity give rise to the lining and cavity of the trunk, I cannot say for I have found but a single specimen in which this condition exists".

The views of De Selys Longchamps on the nature of the trunk cavity I have already discussed. I should however like to point out again, that if the body cavity of the trunk is in free communication with that of the collar region (the haemocoel) how is it that only the posterior cavity develops into a real coelom, and the other forms haemocoel? Both these cavities are according to his account formed from the original space of the blastocoel, yet why if they are all one, do the mesodermal cells of one form a coelomic lining, and the same cells in the other form blood vessels? I have tried to show that this is a mistake, that these two cavities are essentially different; from the first the trunk coelom in normal larvae is completely closed. By the growth of this closed sac in a forward direction the septum of the trunk-collar region is formed.

5. The development of the nephridia in late stages.

I have little to add to the account given by Goodrich (**11**) of the structure of the nephridia in the Actinotrocha larva; this account has been confirmed in all its essential details by De Selys Longchamps (**25**) and Cowles (**6**). The shortening of the nephridial canals in the larva, once it has begun to assume the form of the Actinotrocha, is very rapid, and is caused by the

compression of the collar space and the great outgrowth and development of the anal region. The nephridial canals are short and thick (pl. 32 fig. 51) as compared with their condition in earlier stages. The heads of the nephridia project inwards and forwards into the collar haemocoel between the preseptal coelom and the stomach wall, here they end in short y-shaped branches not unlike the nephridia of some Polychaets. To these branched ends the solenocytes are attached, their tubes opening into the lumen of the nephridial canals.

In *A. branchiata* the heads of the nephridia are divided into three such branches (pl. 32 fig. 52), terminating in bell-like funnels which are apparently closed. Into these bell-like funnels the tubes of the solenocytes project, as well as being attached to their lips and sometimes the outside portions of the funnel. It is difficult in some sections to make out if these funnels are really closed, and these structures undoubtedly have given rise to the statements about the nephridia opening into the blastocoel. In fig. 52, which is an accurate drawing of a section, they will be seen to be closed, and I have never been able to find that they are ever open into the blastocoel.

It is well known that in the adult *Phoronis* there are two organs that function as nephridia, which open into the oral and the anal chamber of the trunk coelom respectively by means of large ciliated funnels. Caldwell (**3**), Ikeda (**14**), Goodrich (**11**) and De Selys Longchamps (**25**) agree that the canals of the adult nephridia are derived during metamorphosis from those of the larval organs, which subsequently acquire openings into the coelom, in the adult functioning both as nephridia and as genital ducts.

Of equal importance with the early growth of the nephridia and the origin of the solenocytes is their final fate. The adult organs acquire openings into the coelom comparatively late in development in some manner unknow at present. If the openings of these organs should be formed from growths of the coelomic epithelium, then these adult nephridia of *Phoronis* would resemble the compound nephridia of some Polychaets described by Meyer (**19**).

It was my intention on commencing this work to follow in detail if possible the growth of these coelomic funnels, but lack of material has rendered this impossible although I made it a special point to obtain material that might show the growth of these funnels. Their formation must evidently take place rapidly, the critical stage

being passed through in a very short time. The material I have obtained always shows these structures already formed or probably soon to appear. The critical stage takes place some time after metamorphosis when the young worm has almost assumed the adult form. The nephridial canals are found just after metamorphosis, as Ikeda (14) and Goodrich (11) have observed, one on either side of the anus somewhat reduced in size, in the position they hold in the adult worm. The solenocytes have disappeared, there is no doubt that they drop off into the collar haemocoel before the nephridia lose connection with this space.

In *A. branchiata* after metamorphosis the larval funnel-like ends of the nephridia are seen unchanged, although the solenocytes have disappeared. It is possible the coelomic funnels may be formed by the further growth of these structures, it is certain at this time no trace of the funnels can be seen as separate growths of the coelomic wall. I hope however to return to this point in a future paper.

6. Summary and conclusion.

It has been shown that in the young larva of *Phoronis* the nephridia develop as outgrowths of the diverticula into which the nephridial or anal pit divides, that the solenocytes form as direct outgrowths of certain cells of the sides and ends of the nephridial canals. As the nephridial pit is entirely an ectodermal structure, the nephridia and solenocytes, as outgrowths of it, are also of ectodermal origin. In the early stages the nephridial canals are long and slender openings at the posterior end of the larva on either side of the anus. During development there is a considerable shortening and thickening of these canals, and their external openings move forward until in the Actinotrocha larva they open behind the ring of tentacles on the anterior end of the trunk, where they project inwards and forwards between the preseptal coelom and the gut wall, into the haemocoelic space of the collar region. They are closed, never communicating with the blastocoelic space in which they lie. During metamorphosis the canals of the larval organs persist as the canals of the adult nephridia, which acquire openings into the coelom by means of ciliated funnels of unknown origin. The main coelomic cavity of the larva, the body cavity of the adult, appears a little after the nephridia as a small space on the dorsal side of the rectum and is from the first unpaired. Only after metamorphosis do the nephridia come into relation with it.

Material and Methods.

The material used in the present work was obtained partly at Plymouth, England, and partly from the small Pantano near Faro, Messina. The Faro larvae probably belong to the species *Ph. psammophila*, but their identity is not certain. Two distinct Actinotrocha larvae are found at Faro at different seasons of the year, so that in the Pantano there are at least two species of the adult worm. I have been able to find only one of these, which seems to resemble *Ph. psammophila* very closely. The other may be *Ph. kowalevskii* the young stages of which are at present unknown.

It is note-worthy that while in the Plymouth species, *Ph. hippocrepia*, all stages up to the free-swimming stage are frequently found in the tentacles of a single adult, in the Sicilian species on the other hand all the larvae found in the tentacles of one worm are all at the same stage of development. The Faro larvae are also more difficult to raise, and I could never succeed in getting them past the one tentacle stage when raised from the egg; the Plymouth larvae are readily reared to a later stage. The Faro larvae soon cease to grow although at this time a large Actinotrocha is very abundant in the Plankton of the Pantano, and has been described by Goodrich (**11**) as possessing 14 tentacles.

I am greatly indebted to Mr. Marc de Selys Longchamps for various stages of *A. branchiata*, which have been of great service to me. For fixing I have found strong Flemming's and Hermann's fluid answer best. Sublimate gives poor results, at least for the segmentation stages, causing the cells to assume a rounded and unnatural shape quite unlike their appearance when fixed with Flemming's solution. With Sublimate-Acetic acid I have obtained preparations that resemble the drawings given by Ikeda (**14**) of the segmentation stages of *Ph. ijimai*. For sections I have used both the ordinary Paraffin method and the modified Paraffin-celloidin method. For the study of whole mounts I have found fresh material cleared with acetic acid and glycerine, and stained with methyl green very satisfactory for temporary use.

Literature cited in Text.

1. **Bergh, R. S.,** Die Excretionsorgane der Würmer. Eine Übersicht. in: Kosmos 17. Bd. 1885 pag. 97—122 10 figs.
2. **Bürger, Otto,** Die Enden des excretorischen Apparates bei den Nemertinen. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. 1891 pag. 322—333 T. 16.
3. **Caldwell, W. H.,** Preliminary note on the structure, development and affinities of *Phoronis*. in: Proc. R. Soc. London Vol. 32 1883 pag. 371—383.
4. ——, Blastopore, Mesoderm and metameric segmentation. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 35 1885 pag. 15—28 T. 2.
5. **Conklin, Edwin G.,** The embryology of a brachiopod, *Terebratulina septentrionalis*. in: Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia Vol. 41 1902 pag. 41—72 T. 1—10.
6. **Cowles, R. P.,** Origin and fate of the body-cavities and the nephridia of the Actinotrocha. in: J. Hopkins Univ. Circ. 1904 pag. 168—177 6 figs.
7. ——, Origin and fate of the blood vessels and the blood corpuscles of the Actinotrocha. in: Z. Anz. 27. Bd. 1904 pag. 598—606 7 figs.
8. **Goodrich, E. S.,** On the coelom, genital ducts, and nephridia. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37 1895 pag. 477—510 T. 44, 45.
9. ——, On the nephridia of the Polychaeta. ibid. Vol. 40 1897 pag. 185—195 T. 6—9, Vol. 41 1898 pag. 439—457 T. 32—35, Vol. 43 1900 p. 699—748 T. 37—42.
10. ——, Excretory organs of *Amphioxus*. ibid. Vol. 45 1902 pag. 493—501 Fig. T. 27.
11. ——, On the body cavities and nephridia of the Actinotrocha larva. ibid. Vol. 46 1903 pag. 103—121 T. 8, 9.
12. **Harmer, S. F.,** Notes on the anatomy of *Dinophilus*. in: Jour. Mar. Biol. Ass. Plymouth Vol. 1 1889 pag. 119—143 T. 9, 10.
13. ——, The Pterobranchia of the Siboga-Expedition. in: Siboga Expeditie Monographie 26 bis 1905. pag. 1—132 2 figs. 14 pls.
14. **Ikeda, I.,** Observations on the development, structure, and metamorphosis of Actinotrocha. in: Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo Vol. 13 1901 pag. 507—592 T. 25—30.
15. **Lang, A.,** Beiträge zu einer Trophocöltheorie. in: Jena. Zeit. Naturw. 38. Bd. 1903 pag. 1—376 T. 1—6.
16. **Mac Bride, E. W.,** The development of *Asterina gibbosa*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 38 1896 pag. 339—411 T. 18—29.
17. **Masterman, A. T.,** On the Diplochorda. 1. The Structure of Actinotrocha. 2. The Structure of *Cephalodiscus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 40 1897 pag. 281—338 T. 18—26.
18. ——, On the Diplochorda, Part. 3. ibid. Vol. 43 1900 pag. 375—418 T. 18—21.
19. **Meyer, E.,** Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7., 8. u. 14. Bd.
20. **Metschnikoff, E.,** Über die Metamorphose einiger Seethiere. in: Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. 1871 pag. 233—251 T. 19, 20.
21. **Roule, L.,** Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. in: Ann. Sc. N. (8) Tome 11 1900 pag. 51—249 T. 2—16.

22. **Schultz, E.,** Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. 4. in: Zeit. Wiss. Z. 75. Bd. 1903 pag. 391—420, 473—494 T. 27, 28, 33.
23. ——, Über Mesodermbildung bei *Phoronis*. in: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg Vol. 28 1897 Prot. pag. 47—50.
24. **Selys Longchamps, M. de,** Recherches sur le développement des *Phoronis*. in: Arch. Biol. Tome 18 1902 pag. 495—597 T. 22—24.
25. ——, Développement postembryonnaire et affinités des *Phoronis*. in: Mém. Cl. Sc. Acad. Sc. Belg. Tome 1 1904 150 pgg. 7 Taf.
26. **Wagener, R.,** Über den Bau der *Actinotrocha branchiata*. in: Arch. Anat. Phys. 1847 pag. 202—206 T. 9.

Explanation of Plates 31—33.

Lettering.

an anus.
bl blastopore.
col.c collar cavity.
corp.m blood corpuscle mass.
ect ectoderm.
Int intestine.
m mouth.
mes mesoderm.
m.f mesenchymatous fibres.
nep.c canal of nephridia.
nep.p nephridial or anal pit.
oes oesophagus.
per peritoneal lining of trunk cavity.
pl.c plastic corpuscles.
prc.c preoral cavity.
prc.l preoral lobe.
rec rectum.
seg.c segmentation cavity.
sol solenocytes or excretory cells of the nephridia.
stm stomach.
t'.t''.t''' first, second and third larval tentacles.
tr trunk.
tr.c trunk or main body cavity.
tr.c.d dorsal portion of the trunk coelom.
tr.c.v ventral or lateral portions of the trunk coelom.
v.gr ventral groove or primitive streak.
v.mes ventral mesentery.

All the figures have been drawn under an oil immersion, giving an approximate magnification of 700 ×. They are roughly proportional to one another.

Plate 31.

Fig. 1—4. *Phoronis hippocrepia*, Sections of blastulae.
Fig. 5—7. *Phoronis hippocrepia*, Sections of gastrulae. In fig. 5, the section is taken through a region slightly posterior to the point where the blastopore lips are meeting.
Fig. 8—10. *Ph. psammophila*. Young larva collected in the Tow Faro Messina.
Fig. 11 and 12. *Ph. psammophila*, Nephridium early stage. The solenocytes are seen arising from the sides and ends of the nephridial canal.
Fig. 13. *Ph. psammophila*, Dorsal view showing the trunk cavity and the nephridia. The connection of the two lateral portions of the trunk coelom dorsal to the rectum is shown.
Fig. 14. *Ph. branchiata*, Median section showing the ventral portions of the trunk coelom.
Fig. 15 and 16. *Ph. hippocrepia*, Nephridium early stage.

Fig. 17. *Ph. hippocrepia*, Lateral view of a young larva showing the trunk coelom and nephridia.
Fig. 18. *Ph. hippocrepia*, Same view of a larva slightly older then the last.
Fig. 19—24. *Ph. branchiata*, A series of consecutive sections through a young larva with two pairs of tentacles.
Fig. 25. *Ph. psammophila*, Nephridium early stage.
Fig. 26. *Ph. psammophila*, Lateral view of a whole preparation.
Fig. 27. *Ph. psammophila*, Dorsal view of the previous.
Fig. 28. *Ph. hippocrepia*, Nephridia 48 hours after the larvae have left the tentacles of the adult.
Fig. 29. *Ph. psammophila*, Nephridium early stage.

Plate 32.

Fig. 30. *Ph. hippocrepia*, Sagittal section of a young larva from the tentacles of the adult.
Fig. 31. *Ph. hippocrepia*, Sagittal section slightly later stage.
Fig. 32. *Ph. hippocrepia*, Coronal section slightly oblique.
Fig. 33. *Ph. hippocrepia*, Median section of a larva with two pairs of tentacles.
Fig. 34. *Ph. hippocrepia*, Median section.
Fig. 35. *Ph. branchiata*, Transverse section showing tentacles and body cavity.
Fig. 36. *Ph. hippocrepia*, Median section of the same larva as that shown in Fig. 34, this section being more median.
Fig. 37. *Ph. psammophila*, Coronal section showing anal pit.
Fig. 38. *Ph. hippocrepia*, Similar section to that of Fig. 37.
Fig. 39. *Ph. hippocrepia*, Section through the same larva as that shown in Fig. 33, this section being taken through a plane more median to that of the former.
Fig. 40. *Ph. branchiata*, Transverse section through the collar region.
Fig. 41. *Ph. hippocrepia*, Section showing the lateral portion of the coelom.
Fig. 42. *Ph. branchiata*, Transverse section.
Fig. 43. *Ph. hippocrepia*, Transverse section through the posterior region of young larva, showing the nephridial canals, tentacles and the preoral lobe folded back on the trunk.
Fig. 44. *Ph. hippocrepia*, Section slightly lateral to the median line.
Fig. 45. *Ph. hippocrepia*, Section showing the nephridial pit, part of the trunk coelom, and one of the nephridial canals.
Fig. 46 and 47. *Ph. hippocrepia*, Two consecutive sections through a larva just free from the tentacles of the adult.
Fig. 48. *Ph. branchiata*, Transverse section.
Fig. 49. *Ph. hippocrepia*, Dorsal view.
Fig. 50. *Ph. hippocrepia*, Oblique section through a young larva of about the same age as that represented in Fig. 49.
Fig. 51 and 52. *Ph. branchiata*, Section through one of the nephridial canals, and the blood-corpuscle mass of the fully formed Actinotrocha. Fig. 51 shows the solenocytes and the branched funnel ends of one of the nephridia.
Fig. 53. *Ph. hippocrepia*. Whole preparation seen from the dorsal surface. A younger stage than that shown in Fig. 49.
Fig. 54. *Ph. hippocrepia*. Dorsal view of a whole preparation.

Plate 33.

Fig. 55. *Ph. branchiata*. Actinotrocha larva showing the nephridia and solenocytes and the lateral portions of the trunk coelom.

Fig. 56. *Ph. hippocrepia*, Diagrammatic reconstruction of a young larva.

Fig. 57. *Ph. branchiata*, Actinotrocha larva. Ventral view of the same larva as that shown in Fig. 55.

Fig. 58. Model of a young larva of *Actinotrocha branchiata*, reconstructed from the series of sections part of which are shown figs. 19—24 pl. 31. It is represented as partially cut open and seen from the ventral surface. *oes* oesophagus, *m.f* muscle fibres running from the ectoderm to the oesophagus, *nephr.* nephridia with solenocytes, *t* first pair of tentacles, *pre.l* preoral lobe, *rec* rectum, *tr.c.v* ventral portions of the trunk coelom which are about to meet on the ventral median line.

Sullo sviluppo del Protodrilus e del Saccocirrus.

Per il

Dott. **Umberto Pierantoni,**
Libero docente di Zoologia ed Anatomia Comparata.

Con due figure nel testo.

Da qualche tempo lavoro per conto della Stazione Zoologica ad una monografia dei Protodrili del Golfo di Napoli, la quale sarà pubblicata nel prossimo anno. Oltre allo studio dell' anatomia e della sistematica di questi interessanti Archianellidi, ho potuto compiere numerose osservazioni sullo sviluppo dell' uovo e delle larve di alcune specie. Per l'importanza, inoltre, che lo studio del genere *Saccocirrus* può avere in rapporto al suddetto argomento, a causa delle relazioni che si è ammesso esistere fra questo genere e gli Archianellidi, ho compiuto anche su di esso una serie di osservazioni embriologiche che pubblicherò estesamente in un lavoro a parte.

Le sole notizie che la letteratura ci fornisce sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus* sono contenute in due brevissime note del Dott. Repiachoff, notizie che, oltre ad essere incomplete, sono del tutto errate. Nella prima nota infatti[1] si parla in termini vaghi ed inesatti dei primi stadii dello sviluppo dei due generi, mentre nella seconda[2] è contenuta una breve descrizione della larva del *Protodrilus flavocapitatus*, accompagnata da una tavola con tre figure; ma nè dal testo nè dalle figure è possibile formarsi neanche una lontana idea della larva stessa, inquantochè essa vi è descritta e rappresentata capovolta, in modo che la macola pigmentale è interpetrata come posteriore, l'apertura boccale come anteriore ed apicale,

[1] W. Repiachoff, Zur Entwickelungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus* Uljan. und *Saccocirrus papillocercus* Bobr. in: Z. Anz. 4. Bd. 1881 pag. 518—520.

[2] W. Repiachoff, Sulla larva del *Polygordius flavocapitatus* (in russo). in: Mem. Soc. Nat. Nuova Russia Vol. 8 fasc. 1 1882 pag. 1—3.

l'intestino appare ripiegato ad ansa, con apertura anche poco lontana dalla bocca, mentre, in realtà, allo stadio che le figure sembrano rappresentare, l'ano non esiste, la bocca è ventrale, e lo stomodeo non è ancora in relazione con l'endoderma, ed in seguito l'ano e la bocca come la macchia oculare non occupano una posizione diversa da quella che si riscontra in tutte le larve pelagiche di policheti e nella stessa trocofora.

A rettifica di tali inesatte notizie ho creduto utile di pubblicare in questa nota preliminare i principali risultati delle mie recenti osservazioni sulla embriologia dei suaccennati generi.

1° ***Protodrilus.*** Per le osservazioni mi sono servito di varie specie, ma qui espongo brevemente i risultati ottenuti su di una che più si avvicina alla specie *Polygordius* (*Protodrilus*) *flavocapitatus* dell' Uljanin, che è poi la stessa di cui parla il Dr. Repiachoff. Gli esemplari di Napoli infatti, come quelli di Sebastopoli, hanno capo di color rosso vivo, lunghezza di 10 mm. circa, coda triloba, mancano di ciglia segmentali. La specie è ermafrodita, giunge qui a Napoli a completa maturità sessuale nei mesi d'inverno. Le uova, che occupano a preferenza gli ultimi segmenti del corpo, sono di forma ellissoide allungata; gli spermatozoi si formano negli stessi segmenti occupati dalle uova, ed in quelli prossimi al capo. Mentre di solito gli individui provvisti di uova mature hanno anche spermatozoi ugualmente maturi, vi sono poi altri individui carichi di spermatozoi maturi od in evoluzione, ma del tutto privi di uova. Gli spermatozoi si riuniscono pel capo in gruppi o spermatofori a forma di anello che quando son venuti fuori dal corpo girano come ruote per l'impulso dato dai movimenti delle code libere. Ma ben presto per l'azione dell' acqua e per i loro movimenti gli spermatozoi si vanno rendendo liberi, e la fecondazione avviene nell' acqua, in cui uova e spermatofori sono stati deposti per il distacco e la deiscenza degli ultimi segmenti del corpo. L'uovo fecondato ha forma esattamente sferica, e il suo diametro è all' incirca di 0,065 mm.

La segmentazione si rende manifesta per l'apparire alla superficie del vitello opaco di un solco che divide l'uovo in due blastomeri non esattamente uguali, ma di grandezza poco differente. Un secondo solco normale al primo divide ciascuno dei primi due blastomeri in altri due che sono anch' essi lievemente disuguali, per

modo che ne risulta uno stadio a quattro blastomeri di diversa grandezza. La cavità di segmentazione non mi è riuscito di vederla se non tardi, quando il numero dei blastomeri si è di molto accresciuto, specialmente al polo animale, e l'embrione fornito di ciglia ha incominciato a nuotare liberamente. Le ciglia di cui sono provviste le blastule notanti nel polo animale sono più lunghe, e nel loro movimento vorticoso convergono tutte nel punto apicale dell' embrione; quelle della metà inferiore sono assai minute. La forma gastrulare si determina senza un processo che si possa esattamente riferire ad una delle tipiche maniere, ma per una rapida proliferazione dei micromeri che vanno a formare l'ectoderma ed un contemporaneo propagarsi verso l'interno dei macromeri, per formare la massa entodermica e le iniziali mesodermiche che in questo momento si distinguono ai lati di questa massa, in forma di due cellule grosse, rotonde e più trasparenti delle altre. La massa endodermica in seguito si va sempre meglio delineando, acquista un colore gialliccio e perde ben presto ogni apparente rapporto col foglietto esterno nel punto ove avrebbe dovuto formarsi il blastoporo, in vicinanza del quale punto solo in uno stadio assai più avanzato di sviluppo si formerà l'ano (polo vegetativo, che si trova sempre nella parte inferiore della larva nuotante). La ciliatura esterna intanto ha subito delle variazioni, ed ora si notano ciglia solo nella metà che sta in alto, dove erano le ciglia più lunghe, e nell' estremità inferiore, rimanendone del tutto priva una zona intermedia. In uno stadio ancora più avanzato, e che viene raggiunto solo cinque giorni dopo la fecondazione, in un lato della larva un piccolo infossamento segna l'inizio della formazione della bocca e dello stomodeo. A questo punto la larva, che aveva già acquistato una forma ovoide, assottiglia ancor più il suo estremo inferiore divenendo piriforme, ed una macchia pigmentale giallo rossastra appare in alto, verso l'estremo slargato. La posizione di questa macchia è costante e caratteristica. Se noi consideriamo il lato ove va a formarsi la bocca come ventrale, l'opposto come dorsale, l'estremo assottigliato come posteriore e quello slargato come anteriore, potremo dire che la macchia pigmentale occupa una posizione latero-dorsale ed è costantemente collocata a destra; la Fig. 1 A mostra la posizione di questa macchia (*mo*) in una larva alquanto più avanti nello sviluppo e vista dal dorso.

Le successive trasformazioni che subisce la larva in una serie di dieci e più giorni riguardano specialmente l'ordinamento delle

ciglia in corone e la formazione dalla semplice invaginazione boccale di un complicato organo faringeo estroflettibile, che solo assai tardi stabilisce i suoi rapporti con l'intestino primitivo.

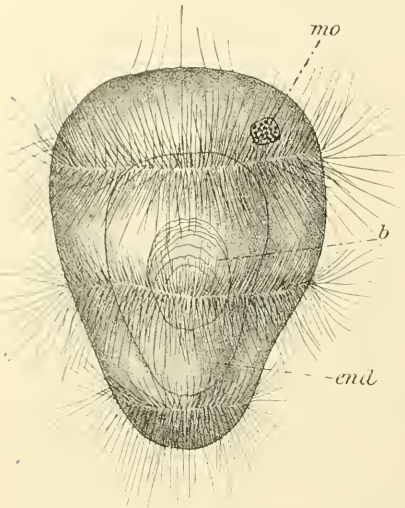


Fig. 1 A.

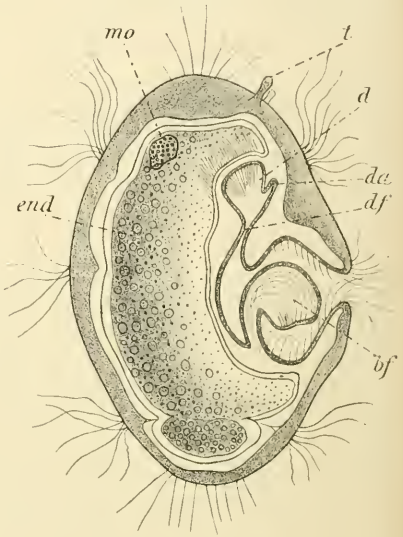


Fig. 1 B.

Fig. 1 A. Larva di *Protodrilus* di cinque giorni, vista dal lato dorsale. La massa endodermica interna (*end*) e la bocca ventrale (*b*) sono visibili per trasparenza. *mo* = macchia oculare. $\times$ 1000.

Fig. 1 B. (semischematica). La stessa larva vista di profilo, di quindici a venti giorni; *bf* = bulbo faringeo; *df* = diverticolo faringeo; *d* = fondo cieco ciliato e slargato dello stesso; *da* = diverticolo anteriore; *t* = tentacoli (per le altre lettere come nella figura A). $\times$ 1000.

Le ciglia che assumono uno sviluppo notevole, tanto da apparire per il loro moto flessuoso più che delle semplici ciglia dei veri flagelli, appaiono nella larva che si è fornita di occhio, distinte in un ciuffo apicale, posto nel punto più anteriore della larva, una zona preorale con ciglia rivolte parte in avanti e parte in dietro; una corona orale quasi a livello della bocca, una corona posta poco innanzi l'estremo posteriore, ed un ciuffo anale, all' estremità posteriore (Fig. 1 A).

L'infossatura boccale che appare in un punto più vicino all'estremo posteriore che all' anteriore, in seguito migra in avanti e si ferma proprio nel piano equatoriale della larva. Essa infossatura manda delle propagini in alto ed in basso formando una cavità la cui parete posteriore ripiegandosi su sè stessa dà origine al bulbo

faringeo (Fig. 1 B *bf*), mentre la parete anteriore forma un sottile e profondo diverticolo che si termina con uno slargamento a fondo ciliato (Fig. 1 B *d*). Questo diverticolo che costituisce l'inizio dell'esofago (tratto ectodermico dell' intestino) si mette col suo fondo ciliato quasi a contatto con la parete endodermica, la quale verso il cavo intestinale è fornita di ciglia vibranti rapidamente e verticosamente. Lo slargamento terminale del diverticolo esofageo presenta a sua volta in avanti un breve diverticolo (*da*) di cui si trova traccia anche nell' adulto sotto forma di una propagine dell' intestino boccale che si protrae entro il lobo preorale. Il sistema muscolare che ha già avuto inizio dal mesoderma, partecipa alla formazione di quest' organo faringeo, e permette la estroflessione del bulbo dall' apertura boccale.

Gli ultimi stadii più prossimi all' adulto che ho potuto osservare accennano alla formazione di un paio di piccoli tentacoli (*t*) nella parte antero-ventrale. Non di rado in epoca assai precoce ho notato il distacco di una porzione delle sferule di pigmento formanti l'occhio, e la migrazione di esse verso il lato sinistro per formare una seconda macola; ma di solito questa migrazione avviene assai tardi. Il diverticolo faringeo si mette in fine in rapporto con l'intestino, per contatto dei due strati nel punto di massima vibrazione delle ciglia. Ed anche per contatto dell' ectoderma con l'endoderma si forma all' estremo posteriore l'apertura anale, dopo che una strozzatura dell' intestino e della parete esterna, con la formazione di un setto interno, hanno determinato il primo segmento terminale (Fig. 1 B). A questo punto il contenuto giallo dell' intestino è del tutto esaurito e la larva ha bisogno di procurarsi il nutrimento. È per questo che non mi è riuscito di allevarla più lungamente (oltre i 30 giorni), anche tenendola in un ambiente simile a quello in cui si rinvengono gli adulti. Io credo che queste larve migrino negli strati più alti o in ispeciali punti ove possano trovare un cibo adatto alle loro minute proporzioni (esse non oltrepassano in questo tempo i 0,085 mm. di lunghezza).

2° ***Saccocirrus.*** La fecondazione delle uova di questo animale avviene per opera degli spermatozoi contenuti nelle spermateche. Un individuo ♀ isolato può dare delle uova fecondate. Le uova appena abbandonano il corpo materno hanno forma non

esattamente sferica, divengono però sferiche dopo fecondate ed allora hanno circa 0,090 mm. di diametro[1].

La segmentazione ha luogo assai rapidamente. Un' ora dopo la fecondazione è già apparso il primo solco che divide l'uovo in due blastomeri di grandezza così poco differente che è difficile distinguere a prima vista quale sia il più piccolo. A breve distanza di tempo essi si dividono a lor volta in due, il più piccolo un po' prima dell' altro; ne risultano quattro blastomeri uguali a due a due in senso diagonale. Mediante una successiva divisione ciascuna di queste quattro cellule si scinde in due, neanche queste del tutto uguali; si ha così uno stadio ad 8 blastomeri poco disuguali in cui è già possibile di discernere una piccola cavità di segmentazione, la quale talora è visibile come un piccolo spazio di forma quadrangolare anche nella fase precedente a quattro cellule. Le successive segmentazioni si seguono sempre rapidamente e la disuguaglianza dei blastomeri va accentuandosi. Quattordici o quindici ore dopo la fecondazione già gli embrioni di forma sferica per mezzo di una corona di ciglia equatoriale nuotano liberamente nell' acqua, con prevalenza di micromeri in alto (al disopra delle ciglia) e di macromeri in basso. Altre divisioni cellulari avvengono nelle ore successive, attive specialmente all' esterno pel moltiplicarsi dei micromeri; all' interno i macromeri, di numero sempre assai scarso, si propagano per formare l'inizio della massa endodermica; la cavità di segmentazione si va intanto spostando sempre più in alto; verso la trentesima o trentacinquesima ora la massa endodermica di colore verdastro è già formata, nell' interno di questa non vi è cavità e il blastoporo appare come una fossetta che non si trova nella parte più bassa della larva ma è lievemente spostata verso un lato; questa fossetta che presto scompare rappresenta ad un tempo la cavità enterica primitiva ed il blastoporo. Nel frattempo son comparse all' esterno, nel punto più alto della larva un numero notevole di ciglia, di cui le centrali, poste sull' asse verticale della sfera si raccolgono per formare un ciuffo diritto lungo quanto il diametro della sfera stessa. La massa centrale intanto ha assunto un bel colore verde vivo, e macchie verdi si notano sparse anche nello spessore dell' ectoderma; le iniziali mesodermiche acquistano invece un colore giallastro; sotto il ciuffo l'ectoderma si

[1] Tali dimensioni hanno le uova in esemplari di non oltre 30 mm. di lunghezza, su cui ho fatto le mie osservazioni.

è alquanto ispessito, e mentre la larva si va assottigliando nel suo estremo inferiore, verso la parte superiore appaiono ad un tempo due piccolissime macchie giallo-rossicce assai distanti fra loro ed

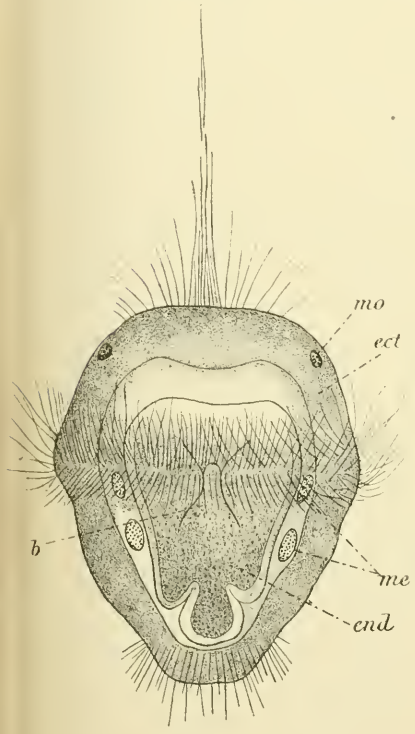


Fig. 2 A.

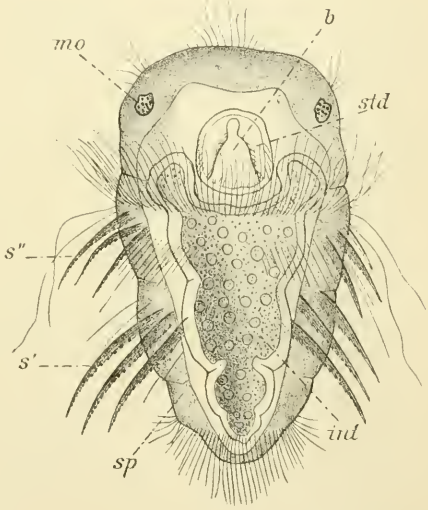


Fig. 2 B.

Fig. 2A. Larva di *Saccocirrus* di tre giorni, vista dal lato ventrale. *b* = bocca; *ect* = ectoderma; *end* = endoderma; *me* = mesoderma; *mo* = macchia oculare. $\times$ 500.

Fig. 2B. La stessa di quindici giorni, vista ugualmente dal lato ventrale. *int* = intestino; *s' s''* = formazioni ciliari (pseudosetole) ventrali; *sp* = segmento pigidiale; *std* = stomodeo. $\times$ 500.

equidistanti dall' asse verticale segnato dal ciuffo che sormonta la sfera (Fig. 2 *mo*). La larva diviene così piriforme, ed acquista nel suo estremo inferiore assottigliato delle ciglia immobili prima, e poi una seconda corona di ciglia vibratili. Sotto la zona ciliare equatoriale intanto un infossamento limitato da due sporgenze laterali segna l'inizio dello stomodeo (*b*). La larva in questo stadio si trova nelle condizioni rappresentate nella figura 2 A, misura circa 0,100 mm. di altezza e conta tre giorni. La massa intestinale nel suo punto più basso presenta già una strozzatura che prelude, con la corona

ciliata, alla formazione del segmento pigidiale. A questo punto vi sono già tutti gli elementi necessarii ad un perfetto orientamento della larva. La bocca segna la faccia ventrale, gli occhi sono laterali leggermente spostati verso il dorso; la corona vibratile posteriore limita la zona nel cui punto medio si formerà in seguito l'ano.

Intanto le piccole larve rapidamente nuotanti hanno acquistato una colorazione verde sempre più viva. La bocca per l'approfondarsi dell' infossamento dello stomodeo si sposta alquanto in avanti, oltrepassando la corona ciliata equatoriale. Nel tratto che intercede fra questa corona e quella pigidiale, intanto, avvengono notevoli mutamenti che interessano specialmente la superficie ventrale. Su di essa appaiono numerose ciglia (Fig. 2 B) che sembrano derivare per allontanamento dalla zona vibratile equatoriale; queste speciali ciglia hanno movimenti assai pigri, fra esse alcune più lunghe si flettono come flagelli; esse si dispongono in due serie trasverse simmetriche latero-ventrali; in seguito si riuniscono in fascetti in numero di tre per ciascun lato (*s'*) alcune solo rimanendone libere; questi sei fasci di ciglia fuse acquistano l'aspetto di sei grosse setole a margine seghettato, ma a forte ingrandimento si vede chiaramente la striatura longitudinale che segna le linee di adesione, e comprimendo la larva esse si risolvono di nuovo nei loro elementi. Più tardi fra queste setole e la zona ciliata equatoriale appare una nuova ciliatura simile alla prima (*s''*), le cui ciglia si riuniscono come nell' altra serie per formare altri fasci a forma di setole, simili ai primi. Per tal modo nello spazio compreso fra le due corone vibratili si sono formati due segmenti determinati oltre che dalle zone setolari, anche da una strozzatura intermedia della parete del corpo. In questa forma larvale il grosso ciuffo dell' apice è quasi scomparso, e sono apparsi invece due ciuffetti di ciglia poco al disopra degli occhi. La porzione che precede la zona ciliata equatoriale accenna a dividersi in un prostomio ed un segmento boccale.

Le larve a questo punto del loro sviluppo sono precisamente come quella che ho rappresentato nella Fig. 2 B. Io non sono riuscito ad avere delle larve molto più evolute di queste, forse perchè a questo punto la riserva nutritiva del vitello ancora contenuto nell'intestino si è esaurita, ed entrando lo stomodeo in relazione con l'intestino, esse debbono andare in cerca di un nuovo ambiente per continuare il loro sviluppo. Ho potuto però vedere l'accenno alla formazione di nuovi segmenti per solcature che appaiono innanzi al

segmento pigidiale, alla stessa maniera come avviene negli altri Anellidi.

Io non credo che le pseudosetole descritte siano da interpretarsi come le setole definitive, giacchè nei tagli delle larve che le posseggono non si rinvengono in loro corrispondenza i consueti sacchi setigeri generatori delle vere setole dei chetopodi. Credo invece che nel proseguo dello sviluppo esse scompaiano, e che i due segmenti larvali che portano le pseudosetole si fondano col primo vero segmento setigero, prodottosi col primo solco determinatosi innanzi al solco del segmento pigidiale.

Il primo segmento setigero dell' adulto viene interpretato dal Goodrich[1] all' aspetto esterno come risultante dalla fusione di due segmenti; secondo la mia interpretazione l'embriologia dimostrerebbe che questo segmento risulta di due parti, l'una posteriore fornita di setole, che corrisponde al primo segmento setigero vero che appare nella larva, ed un' altra anteriore che risulta dalla fusione dei due primi segmenti larvali provvisti di pseudosetole.

Stazione Zoologica di Napoli, Febbraio 1906.

---

[1] E. Goodrich, On the structure and affinities of *Saccocirrus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 44 pag. 414 nota 1.

Einige biologische Beobachtungen und zur Abwehr.

Von

Prof. Dr. **Schücking** in Pyrmont.

Ich möchte in Folgendem zunächst von einigen vielleicht nicht uninteressanten Beobachtungen Mittheilung machen, die weiter zu verfolgen ich durch lang dauernde Erkrankung verhindert wurde.

Im Frühjahr 1904 stellte ich im Neapeler Zoolog. Institut fest, dass, wenn Eier von *Strongylocentrotus lividus* oder *Arbacia pustulosa* mit Eiern von *Asterias glacialis* zusammengebracht wurden, die Seeigeleier deletär auf die *Asterias*-Eier einwirkten. Es war in diesem Fall jedesmal eine erheblich größere Anzahl von *Asterias*-Eiern abgestorben oder zerfallen, als wenn ich Eier von derselben Provenienz allein aufbewahrte. Die Eier der beiden Seeigelarten übten dagegen keinen schädigenden Einfluss aufeinander aus. Als ich dieselben Versuche mit kernlosen Fragmenten der Eier vornahm, konnte ich eine schädigende Einwirkung des artfremden Cytoplasmas aufeinander nicht feststellen. Noch einer zweiten Beobachtung möchte ich hier Erwähnung thun. Wenn ich Seeigel- oder *Asterias*-Eier eine halbe Stunde einer Temperatur von 33°—35°C. aussetzte und sie dann nach 6 Stunden in eine Temperatur von 39°—42°C. brachte, so gingen diese vorbehandelten Eier mehrere Minuten später zu Grunde, als die in gleiche Temperatur gebrachten Kontrolleier, die einer vorbereitenden Behandlung nicht unterworfen waren. Ich bitte, meine Beobachtungen einer Nachprüfung unterziehen zu wollen, die eine unumgängliche Vorbedingung der Kritik neuer Beobachtungen auf einem der Aufklärung bedürftigen Gebiete sein dürfte. Diese allgemeine Bemerkung soll auf die Zurückweisung eines mit vorstehenden Mittheilungen nur in loser Verbindung stehenden Angriffs hinüberleiten, von dem ich erst vor Kurzem Kenntnis erhalten habe, und dessen animoser Ton wohl nicht mich allein in Erstaunen gesetzt hat. Der Angreifer, Curt Herbst[1], den ich

[1] Mitth. Z. Stat. Neapel 16. Bd. pag. 445.

nicht im Geringsten provocirt habe, hat sich bei seinem Ausfall nicht einmal die Mühe gegeben, die kritisirte Arbeit[1] genau durchzulesen. Seine Annahme, dass ich ihn nicht genügend citirt habe, berechtigt ihn jedenfalls nicht zu dieser Sprache. Was den sachlichen Inhalt seiner Polemik betrifft, so hatte ich als Erster gefunden, dass die Entwickelung des reifen Echinodermeneies durch Wasseraufnahme ausgelöst wird, und dass es sich bei der sog. Abhebung der Dottermembran bei der Befruchtung um Wasseraufnahme von außen her handelt[2]. Ich hatte auch den Beweis für die Richtigkeit meiner Deutung durch die Feststellung der plötzlichen erheblichen Vergrößerung des Eies während dieser sog. Abhebung einwandfrei erbracht. Auf diesen Beweis, der seine ganze Kritik überflüssig macht, geht Herbst in der betreffenden Polemik überhaupt nicht ein.

Wenn er den Inhalt der Abhebungszone aus einer gallertartigen Substanz bestehen lässt, welche vom Ei abgeschieden wird, wie will er damit die so bedeutende Gesammtvergrößerung des Eies erklären? Auch Gallerte bedarf zum Quellen der Wasseraufnahme. Herbst bekämpft meine Angabe, dass es sich bei der sog. Abhebung der Eihaut um einen Spaltungsprocess in der membranogenen Schicht handelt. Dass es in der That sich so verhält, sieht man an der feinen Linie, die von der Abhebungszone nach beiden Seiten hin verläuft. Statt meiner einfachen und natürlichen Erklärung stellt Herbst die sehr künstliche und sonderbare Hypothese auf, dass da, wo die kleine Einkerbung auftritt, die Grenzschicht des Eies oder die primäre Eihaut vom Dotter abgehoben wird, dass aber an der Oberfläche des letzteren »sofort« eine neue Grenzschicht entsteht.

Herbst imputirt mir weiterhin die Behauptung, dass sich alle Eier mit künstlich hervorgerufenen Dottermembranen auch entwickeln müssten. Wo habe ich das gesagt? Ich habe mitgetheilt, dass die Entwickelung des reifen Eies durch Wasseraufnahme ausgelöst wird, nicht aber, dass sie ausgelöst werden muss. Beim Abhebungsprocess wird das Wasser von der Eizelle aufgenommen, um zur Entwickelung

[1] Arch. Gesammte Phys. 97. Bd. 1903 pag. 58.

[2] Diese Wasseraufnahme bei der Befruchtung des thierischen Eies hat nach meinen im Centralbl. f. Physiol. veröffentlichten Feststellungen auch für andere Thierlarven als Entwickelungsbedingung Geltung, und es liegt die Vermuthung nahe, daß wir es hier mit einer allgemein gültigen Einrichtung zu thun haben.

verbraucht zu werden. Es kann Wasser auch ohne Abhebung der Dotterhaut aufgenommen werden; es kann auch Wasseraufnahme ohne Entwickelung eintreten; es ist aber keine Entwickelung ohne Wasseraufnahme möglich. Dies war mein klar ausgesprochenes thema probandum, und ist es diesmal mir ein »vollständiges Räthsel«, wie Herbst dies hat missverstehen können. Ich habe gesagt, dass das Volumen des Protoplasmas sich bei der sog. Abhebung nicht verändere. Wenn das gesammte aufgenommene Wasser sich noch im Interlamellärraum befindet, kann es nicht gleichzeitig vom Protoplasma aufgenommen sein. Der Umstand, dass das Protoplasma in diesem Zeitpunkt an Volumen nicht abgenommen hat, beweist, dass Substanz in größerer Menge aus dem Protoplasma nicht heraustritt. Ein solcher Austritt würde mit einer Volumverminderung des Protoplasmas einhergehen müssen. In der Folge aber tritt selbstverständlich Wasser durch die innere Lamelle in das Protoplasma ein. Das Wasser des Interlamellärraumes befindet sich keineswegs außerhalb des Eies, wie Herbst seltsamer Weise meine bezügliche Beobachtung auslegt.

Herbst fragt, warum sich auch Eier entwickeln, bei denen es nicht zur Abhebung der Dottermembran gekommen ist? Diese Frage beweist unwiderleglich, dass er die angegriffene Arbeit nur höchst oberflächlich und bruchstückweise gelesen hat. Ich hatte gezeigt, dass die die Parthenogenese auslösenden Agentien zuerst einen Reizzustand hervorrufen, der nach längerem Aufenthalt der Eier im Seewasser schwindet und einer Erschlaffung des Eiplasmas Platz macht, das sich dann mit Wasser imbibirt. Hier ist von einer Dotterhautbildung gar keine Rede. Deutlich und klar habe ich mitgetheilt, dass der Imbibitionsprocess ganze Stunden in Anspruch nehmen kann, so z. B. nach der Galvanisation, wo die Erschlaffung nach 6 Stunden eintrat und nach etwa 8 Stunden ihr Maximum erreicht hatte. Ausdrücklich erklärte ich: »Die Entwickelung unter dem Einfluss des destillirten Wassers erscheint abweichend von der sonstigen Parthenogenese als ein Analogon der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwickelung. Es kam hier häufiger zur Bildung der Dotterhaut und Bildung eines interlamellären Raumes«.

Herbst theilt in seiner Veröffentlichung bemerkenswerthe Versuche über Behandlung der Seeigeleier mit Silbersalzen mit. Er hat bei diesen Versuchen Dotterhautbildungen erhalten und fragt nun, warum sich diese Eier meinen Angaben entsprechend nicht in allen Fällen entwickelt hätten. Wiederum derselbe aus Unkenntnis

meiner Arbeit hervorgegangene Irrthum! Die Wasseraufnahme ist eine Vorbedingung der Entwickelung und der Dotterhautbildung, sie löst sie Entwickelung aus und bildet die erste Etappe zu derselben. Wenn aber gleichzeitig entwickelungsschädigende Umstände eingreifen, wenn das Ei z. B. Störungen in seiner moleculären Structur durch gewisse chemische Substanzen erleidet, so muss der Entwickelungsprocess stillstehen. So auch bei der Einwirkung der Silbersalze, die bekanntlich scharfe Protoplasmagifte darstellen. Wenn Herbst meine Arbeit aufmerksam gelesen hätte, so würde er gerade an diesen Versuchen eine instructive Bestätigung meiner Angaben erhalten haben. Die Silbersalze sind bekanntlich auch sehr starke Reizmittel für das Protoplasma, und so ist es erklärlich, dass die letzten Lebensäußerungen der vergifteten Eier in Contractionen bestanden, die zur Aufsaugung von Wasser und Bildung einer Dottermembran führten. Bei einigen Eiern, die frühzeitig genug in Seewasser gebracht und damit ganz oder theilweise wieder entgiftet wurden, traten Furchungserscheinungen ein, wie Herbst beobachtete und damit selbst weiteres Material für die Richtigkeit meiner Darstellung lieferte. Wenn er also nicht selbst betreffs seiner eigenen Person an dem Kritikmangel litte, den er mir vorgeworfen, so würden ihm die in ihrer magistralen Selbstüberschätzung recht sonderbar anmuthenden Zeilen seiner Fußnote kaum entschlüpft sein.

In dieser Fußnote wird eine von mir mitgetheilte Beobachtung, die mit der Abhebung der Dotterhaut nicht das mindeste zu thun hat, citirt, um mir einen negativen Befähigungsnachweis auszustellen, und so begegnen wir wieder einmal dem ehrwürdigen Kunstgriff, Nebensächliches, in dem man eine Blöße erspäht zu haben glaubt, als ausschlaggebend in den Vordergrund zu stellen.

Ich hatte bei einer einzelnen Cultur meiner $NaHCO_3$-Larven eine Erscheinung beobachtet, die mich sehr frappirt hatte, und die ich bei dem späteren, durch Krankheit abgekürzten Aufenthalt in Neapel vergeblich von Neuem zur Beobachtung zu bringen versuchte. Es handelte sich um die Erscheinung einer großen Reizbarkeit und Wandelbarkeit in der Formbildung bei der Entwickelung dieser Larven. Das gesammte pathologische Verhalten der Larven, sowie der Umstand, dass es mir nicht gelang, den Zustand in dieser Weise wieder hervorzurufen, beweist, dass hier besondere krankhafte Erscheinungen vorlagen, die auf den Einfluss des $NaHCO_3$ zurückzuführen sind. Ich hatte zuerst angenommen,

dass es sich um eine Täuschung handelte, die durch eine sehr langsame Rotation der Larven hervorgerufen worden wäre, zumal da solche langsam rotirende Larven im Gesichtsfeld vorlagen. Ich musste diese Annahme aber nach sorgfältiger Prüfung wieder fallen lassen. Bei einer späteren nochmaligen Wiederholung des Versuchs darf ich vielleicht hoffen, ein positives Resultat zu erhalten. Aber selbst, wenn hier ein Beobachtungsfehler vorläge, was nicht der Fall ist, so wäre an allem Anderen nichts geändert. Für alle wesentlichen Mittheilungen der Arbeit kann es nur eine Form der Widerlegung geben, und das sind neue ad hoc angestellte Beobachtungen. Solche enthält aber die Herbst'sche Polemik nicht, und damit ist sie trotz ihrer wenig angebrachten überhebenden Sprache für mich erledigt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

R. Friedländer & Sohn in Berlin N.W. 6.

In unserem Verlage ist 1905 erschienen:

Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden

von

Dr. Nicolaus von Zograf.

44 Seiten in groß-4. mit 3 Textfiguren und 3 lithographischen Tafeln (36 Abbildungen) in Farbendruck in-Folio.

Preis 8 Mark.

Eingehende Studien, eingeleitet durch umfangreichen und vollständigen nistorischen Apparat, über die rückgebildeten oder problematisch tunktionirenden Organe der Arthropoden, deren Kenntnis für die Entscheidung der Fragen nach der Abstammung und Verwandtschaft dieser Thiere von grosser Wichtigkeit ist.

Von uns sind zu beziehen:

A. KAUFMANN

Beiträge zur Kenntnis der Cytheriden.

1886.

80 pg. 8. mit 6 Tafeln in-4.

Preis 5 Mark.

Die Schweizerischen Cytheriden.

1896.

72 pg. gr. 8. mit 4 Tafeln in-4.

Preis 5 Mark.

Cypriden und Darwinuliden der Schweiz.

1900.

215 pg. gr. 8. mit 17 Tafeln in-4.

Preis 15 Mark.

TH. MORTENSEN

Undersögelser

over vor almindelige Rejes (— Crevette —)

Palaemon Fabricii Rtk.

Biologi og Udviklingshistorie

(Disquisitiones de metamorphosi et evolutione gen. Palaemon Fabricii Rtk.)

Samt bemärkninger om Rejefiskeriet i de Danske Farvande.

1897.

79 Seiten groß-4. mit 1 Karte und 4 Tafeln in-Folio.

Preis 6 Mark.

Heller, C., Die Crustaceen des südlichen Europa. Crustacea Podophthalmia.

Mit einer Übersicht über die horizontale Verbreitung sämmtlicher europäischer Arten.

1863. Ein Band von 357 Seiten mit 10 Tafeln. gr. 8. (Ladenpreis 12 Mark.)

Ermäßigter Preis 6 Mark.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrg. 1. Année	1.	**Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen — Épuisé.)
	2.	**Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3.	**Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M* — 75 Fr.
	4.	**Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5.	**Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M* — 31,25 Fr.
	6.	**Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	7.	**Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	8.	**Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M* — 7,50 Fr.
	9.	**Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M* — 100 Fr.
4. 5.	10.	**Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	11.	**Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
	12.	**Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M* — 50 Fr.
6.	13.	**Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	14.	**Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
7. 8.	15.	**Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	16.	**Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
9.	17.	**Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M* — 30 Fr.
	18.	**Enteropneusten,** v. J. W. Spengel. 1893. 756 S. m. 37 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
10—12.	19.	**Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M* — 187,50 Fr.
	20.	**Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
13.	21.	**Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
14—16.	22.	**Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
	23.	**Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
17.	24.	**Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
18.19.	25.	**Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. 80 *M* — 100 Fr.
	26.	**Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1900. 776 Seiten mit 24 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
20.	27.	**Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: **Ichthyotomus,** von H. Eisig.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 *M*.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

Preisermässigung: Die Monographien 5 bis 27 werden bis auf Weiteres einzeln für die Hälfte der angezeigten Preise, 5—27 zusammen für 500 *M* geliefert.

Réduction de prix: Jusqu' à nouvel avis les monographies 5 à 27 seront fournies pour la moitié des prix indiqués, la collection complète des mon. 5 à 27 pour 500 *M*.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592	Seiten	mit	18	Tafeln	29 *M*	Die Bände I—IX zusammen 441 *M* = 551,25 Fr.					
II.	1880—81.	530	»	»	20	»	29 *M*	X.	1891—93.	680	Seiten	mit	40 Tafeln. 76 *M*
III.	1881—82.	602	»	»	26	»	41 *M*	XI.	1893—95.	694	»	»	24 » 58 *M*
IV.	1883.	522	»	»	40	»	59 *M*	XII.	1895—97.	772	»	»	34 » 72 *M*
V.	1884.	580	»	»	32	»	56 *M*	XIII	1898—99.	773	»	»	13 » 43 *M*
VI.	1885—86.	756	»	»	33	»	68 *M*	XIV.	1900—01.	629	»	»	18 » 44 *M*
VII.	1886—87.	748	»	»	27	»	56 *M*	XV.	1902	683	»	»	30 » 65 *M*
VIII.	1888.	662	»	»	25	»	55 *M*	XVI.	1903—04.	588	»	»	22 » 47 *M*
IX.	1889—91.	676	»	»	25	»	58 *M*	XVII.	1904—06.	528	»	»	33 » 58 *M*

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

Zoolog. Jahresbericht	für	1879.	Preis	32 *M*.	40,— Fr.	Zoolog. Jahresbericht für 1884. Preis 36 *M*. 45 Fr.	
»	»	1880.	»	31 *M*.	38,75 Fr.	» » 1885. » 36 *M*. 45 Fr.	
»	»	1881.	»	31 *M*.	38,75 Fr.	Zoolog. Jahresbericht für 1886—1904, Preis jedes Jahrgangs (Bandes) 24 *M*. Chaque année 30 Fr.	
»	»	1882.	»	32 *M*.	40,— Fr.		
»	»	1883.	»	34 *M*.	42,50 Fr.		

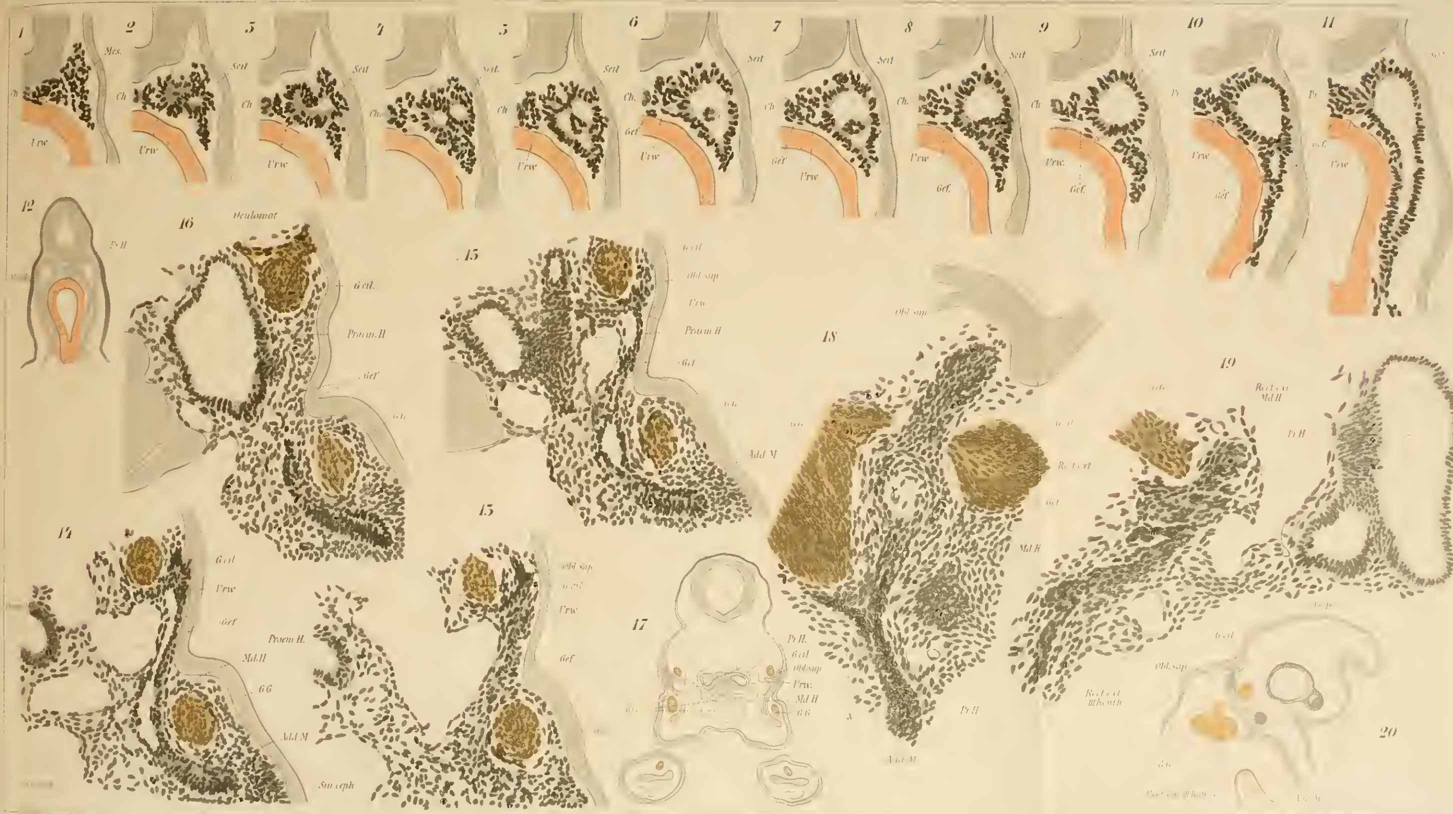
Autoren- und Sachregister zu den Berichten für 1886—1890. Preis 16 *M* — 20 Fr.
Autorenregister zu den Berichten für 1891—1900. Preis 12 *M* — 15 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M*. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

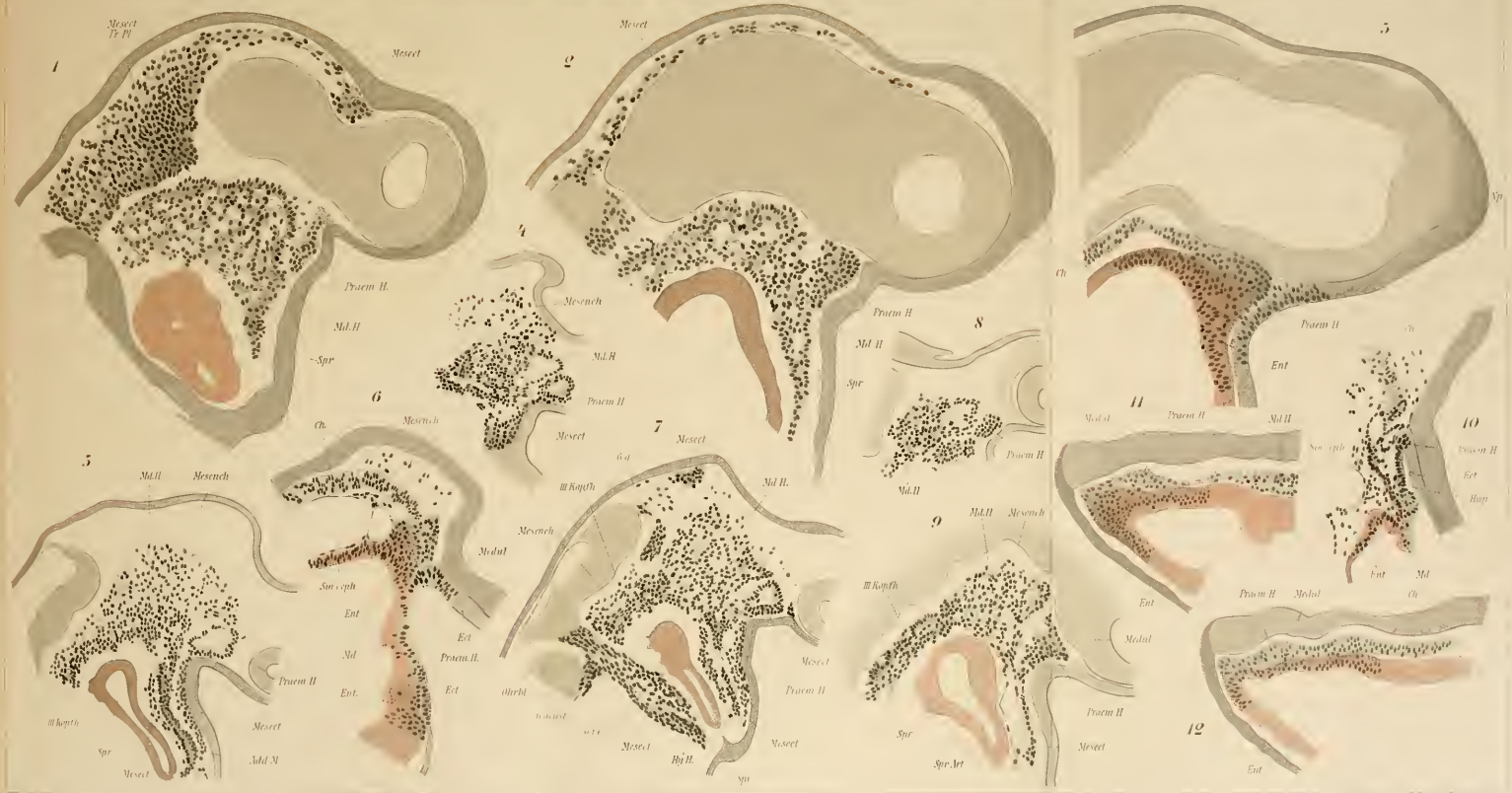
1
Ch
Praem
Vd.
2
Vd.
Praem
3
Mesod
6
Ch
Praem
Dø
Vd
7
Ch
Praem
Vd.
8
Sa
Praem
Sin ceph
Ch
Vd
10
Neurop
Sin ceph
9
Sa.
Neurop.
Praem
Vd
5
Praem
Vd
4
11
Sa
Sin ceph
12
Sa.
Thy
Sin ceph.
13
Sa.
Ent Zw
Thy
Sin ceph
14
Sa
Ext Zw
Hyp
Thy
15
Sa
Ent Zw
Hyp

1
Obs
2
Obs
G.g
Pr H.
7
Pr H.
Md.H
G.Fa
Ohrbl.
Add M.
Hy H
G.gl.
G vag
8
Obs
G.g
9
Obs
Md H
G.g
10
Md H
11
Add M
Hy H
5
Md H
Pr H
4
Md H
Pr H
G.g.
Add M
12
Md H.
Spr
13
Md H
Add.M.
14
Md.H
17
Pr H
Md.H
Add M
III Kpfh
Spr
5
Md H
Pr H
6
Md.H
Pr H
15
Md.H.
X
Spr
16
Md.H
X
Add M
Spr
III Kpfh
III Kpfh
18
Md H
Spr



1
Md H
2
Pr H
3
Md H
4
Pr H
5
Md H
Spr
6
Md H
Spr
7
Md H
8
Pr H
9
Md H
10
Md H
Spr
11
Md H
Spr
12
Md H
Spr
Sa
13
Pr H
14
Md H
Spr
15
Sa
Pr H
16
Md H
Spr
17
Md H
Spr
18
Md H
Spr
19
Md H
Spr
20
Md H
Spr
21
Sa
Pr H
Sac epith
22
Md H
Pr H
Md M
23
Pr H
24
Pr H
Sac epith
Md H
25
Sa
Pr H
26
Md H
27
Pr H
Md H

1
Md. H
Spr. Art
Mesect
Praem. H
2
Md. H
Spr. Art
Mesect
Praem. H
3
Spr
Mesect
Spr. Art
4
Md. H
Spr
III Kopfh.
Mesect
5
III Kopfh
Spr
Mesect
6
III Kopfh
Spr
Mesect
7
Obl. sup
Rect. ext
8
9
Rect. ext
Md. H
10
Rect. ext
Md. H
11
Rect. int
Obl. sup
Rect. sup
Md. H
Rect. ext
Obl. int
12


1
Mesect
Tr. Pl.
Mesect
Praem. H.
Md. H.
Spr
2
Mesect
Praem. H.
Md. H.
Spr
3
Np
Ch
Praem. H.
Ent
4
Mesench
Md. H.
Praem. H.
Mesect
5
Md. H.
Mesench
Praem. H.
Mesect
Add. M.
Spr
Mesect
6
Ch.
Mesench
Medul
Sin. ceph
Ent
Md
Ent.
Ect
Praem. H.
Ect
7
Mesect
III Kopfh
Mesench
Md. H.
Mesect
Praem. H.
Mesect
Hyp. H.
Spr
8
Praem. H.
Md. H.
Spr
Praem. H.
Md. H.
9
Md. H.
Mesench
III Kopfh
Spr
Spr. Art
Praem. H.
Mesect
10
Praem. H.
Ect
Hyp
Ent
Md
Ch
11
Praem. H.
Md. H.
Ent
Medul
Praem. H.
Mesect
12
Praem. H.
Medul
Ch
Ent

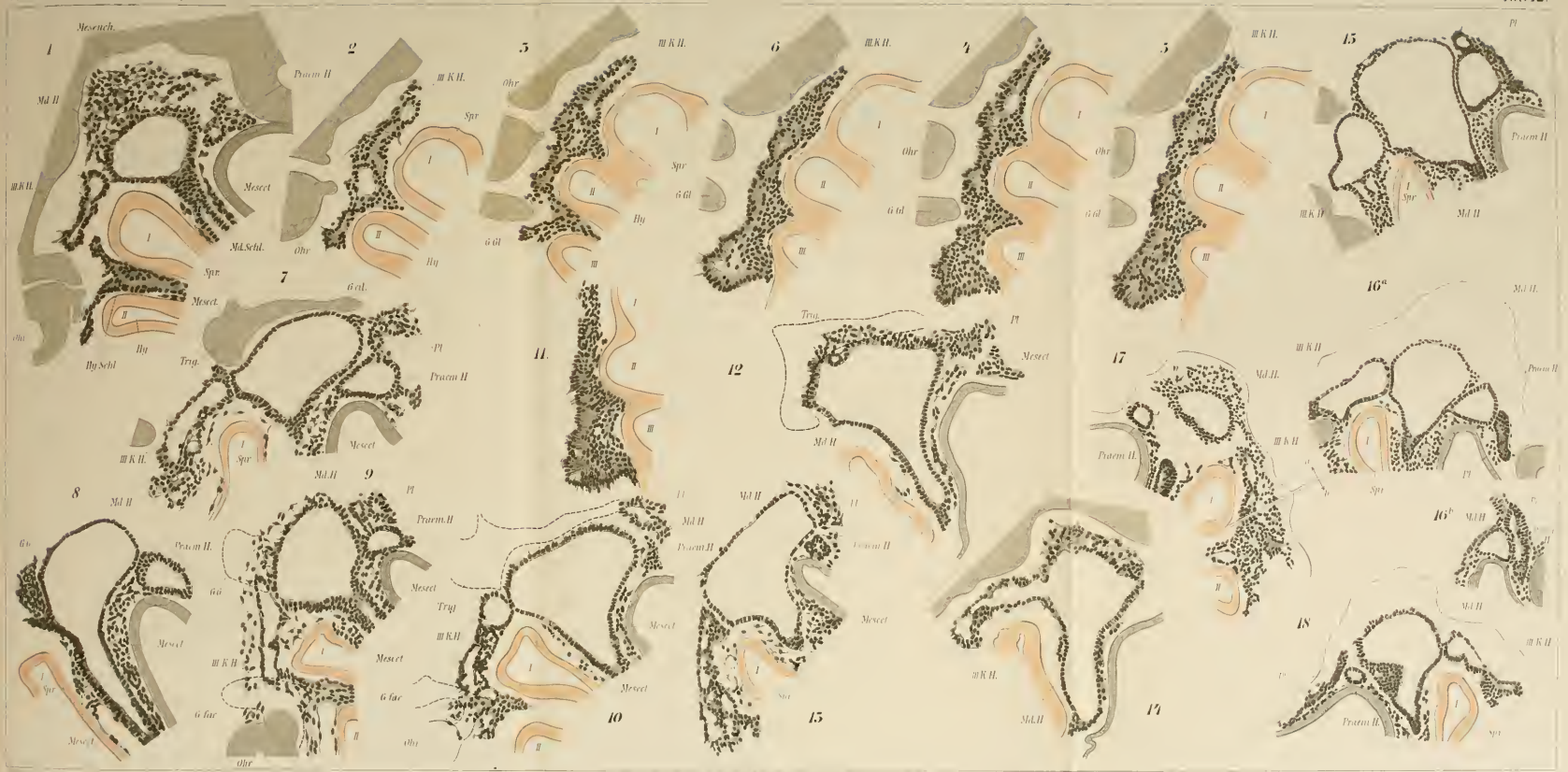
1
Neurop
Praem. H
Ch
Ent
2
Spr
Occ. Urw.
3
Md H
Spr
4
Md H
Praem H
Spr
Hy
10
Zwi
Ect
Ent
Ect
5
Md H
Praem. H
Spr
Hy
6
Md. H
Praem H
Spr
Hy
7
III Kopfh.
Md H
Praem H.
Spr
Hy
8
III Kopfh
Md H
Praem H
Spr
Hy
III Kopfh
Md H
9
Praem H
Spr
Hy

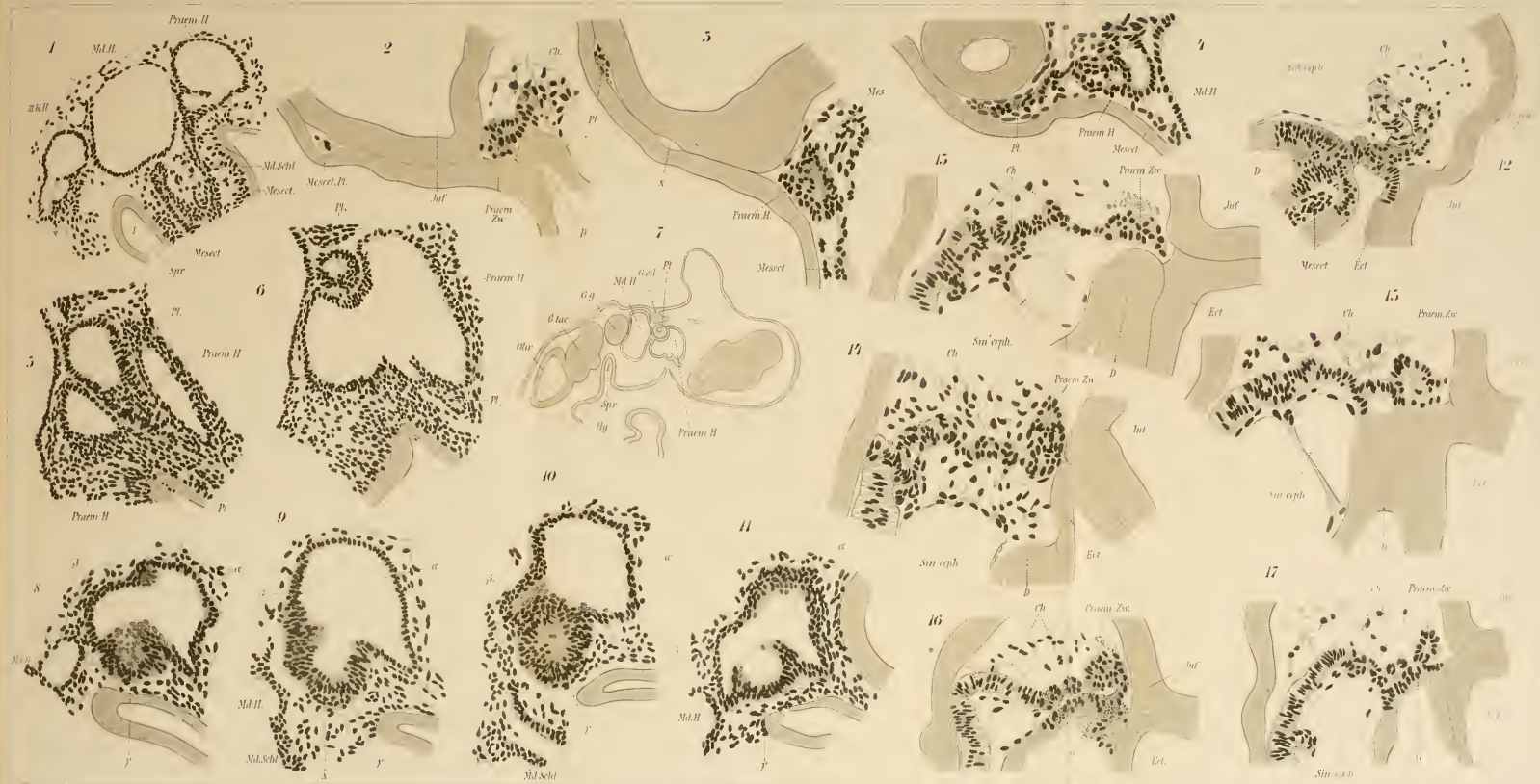
1 Ch Ent D
2 Urw Ch.Ent x D
3 Urw Ch Md.H D.
4 Ch.Ent. Urw Md H x D
5 Md H Ch.Ent. Urw x D Md.H.
6 Medul Ch.Ent Urw D. Md H
7 Md H Ch Ent Urw Md.H. D
8 Urw Ch Md H D. Md H
9 Medul Ch Ent
10 Ch.Ent D
11 Medul Ch Ent.
12 Ch Ent. Urw. D Urw.
13 Ch Ent Urw Md.H D
14 Urw. Ch.Ent Urw Md.H D.
15 Urw. Ch.Ent Urw Md H. D.
16 Ch.Ent Urw Md.H
17 Urw Ch Md H D
18 Medul. Urw Ch Ent Md H D
19 Ch Ent Urw Md H D

1
Ch E
Md H
Urw
D
2
Ch
Urw
D.
Md.H.
3
Urw.
Ch
Md.H
Md H
D.
4
Md H
Praem.H
Medul
D
Ect.
5
Medul.
Inf.
Md.H
D.
Ect
6
Ch.
Inf
D
Ect
7
Neurop
Praem H
D
8
Neurop
Inf.
Praem.H.
Hyp
Ch
10
Praem.H
Md H
D.
9
Md H
D
Inf
Praem H
11
Ch
Inf
Praem 2
D
12
Ch
D

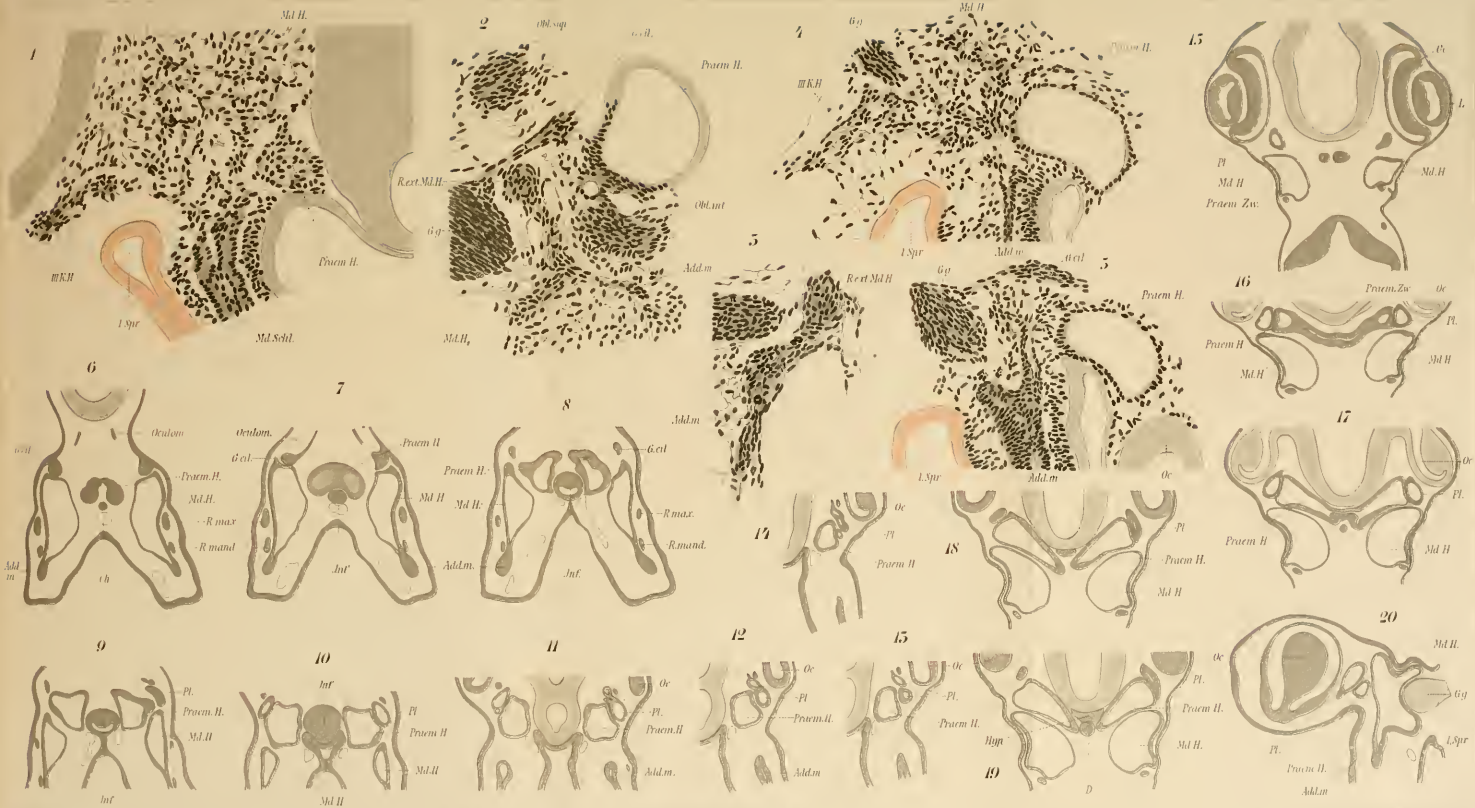
1
Md.H.
Praem.H
Pl
Mesect.
Mesect.
2
Md.H
Praem H
Pl
Mesect.
3
Praem.H.
Mesect
Pl.
Mesect
4
Mesench
Md H
Praem H.
Mesect
5
Mesench
Praem Zw
Mesect
9
Mesect
Md H
Pl
Mesect
10
Trig
Trig
Md.H
III K.H.
III K.H
Creeph.
Ch.
12
Mesench
Md H
Vrw.
Md H
Ch.
13
Vrw
Ch.
14
Mesench.
Vrw
8
D
Praem.Zw.
7
Ch
D
Praem.Zw
6
Creeph
D
Praem Zw
11
Sel Mes.
Md.H.
Md.H
Vrw
Creeph.
Mesect.
15
Ch
Md.H
Vrw
16
Ch
Praem.H
17
Praem.H
Md.H.
Mesect
18
Praem Zw
Md.H.
Md H
23
Md.H
Mesect
Praem H
Pl
Mesect
19
Md.H.
Praem H
Mesect.
Praem Zw.
20
Mesect.
Md.H
Mesect.
Md.H
Praem H.
Praem H.
Praem Zw
22
Oc
Pl
Mesect
Pl
21
Mesect
Pl
Praem H
Praem H
Mesect

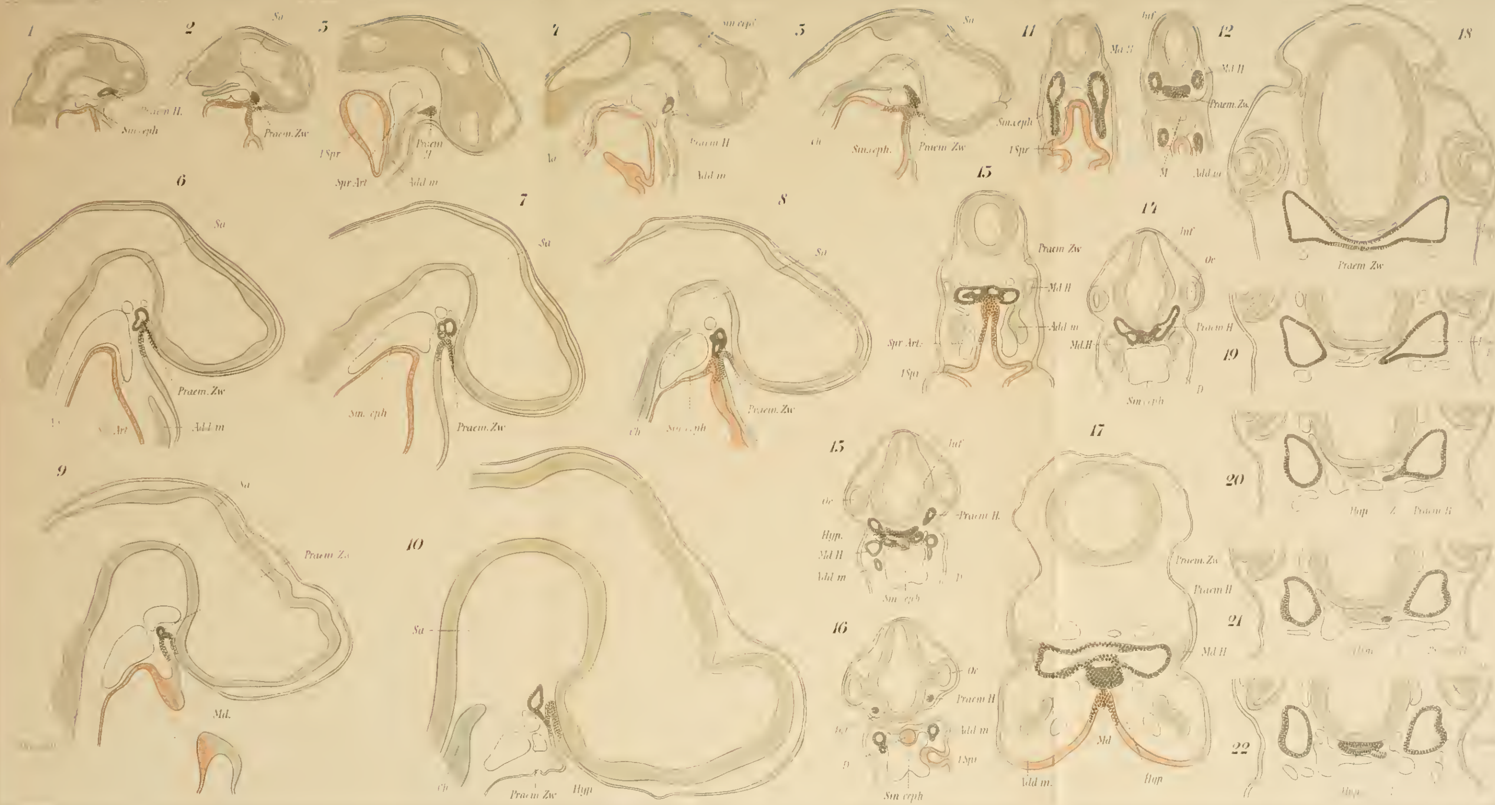
1
Md.H
Med.F
2
Md.H.
Med.F
3
Md.H
Med.F
4
Md.H
III K.H
Med.F
5
Md.H
III K.H
6
Inf.
7
Inf
8
Praem H
Md.H
Inf.
III K.H
9
Praem H
Inf.
D
10
Inf
Md.H
III K.H
11
Inf.
Md.H.
III K.H.
12
Md.H
Praem H.
III K.H
Spr.
Hy.
13
Md.H
III K.H
Spr.
Hy.
14
Md.H
Med.F
15
Md.H
Med.F
16
Md.H
Med.F
17
Md.H
Med.F
18
Md.H
Med.F

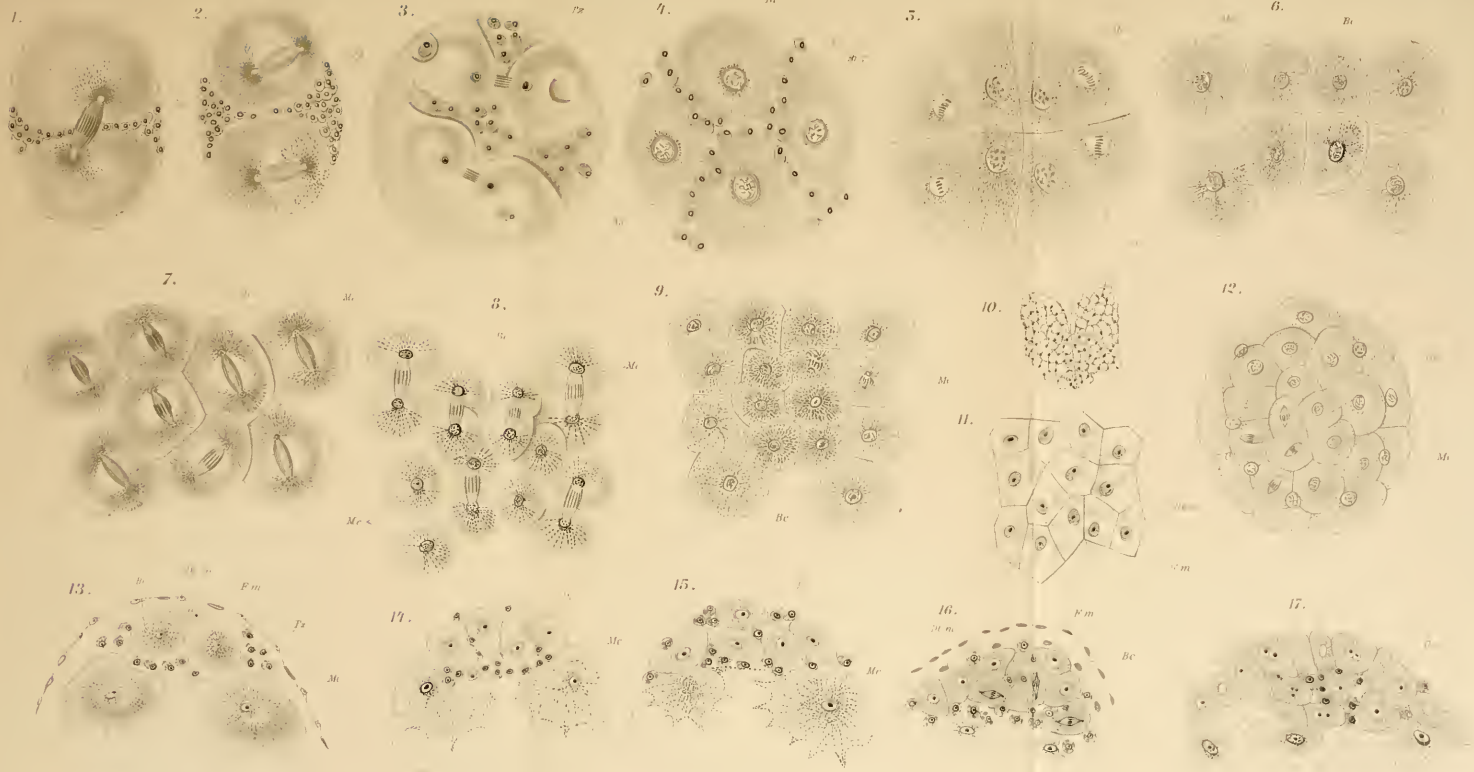

1
Mesench.
Md II
III K II
Mesect
Md.Schl.
Spr
Hy
Hy.Schl
Trig.
Pl
Praem II
2
Praem II
III K II
Spr
Ohr
7
G ctl
8
Md II
Praem II
Mesect
9
III K II
Mesect
G fac
10
Mesect
Trig
III K II
11.
12
Trig.
Pl
Mesect
Md II
13
Md II
Praem II
Mesect
14
III K II
Md II
15
III K II
Pl
Praem II
Spr
Md II
16a
Md II
III K II
Praem II
Spr
16b
Md II
17
Md II
Praem II
III K II
18
III K II
Praem II
Spr

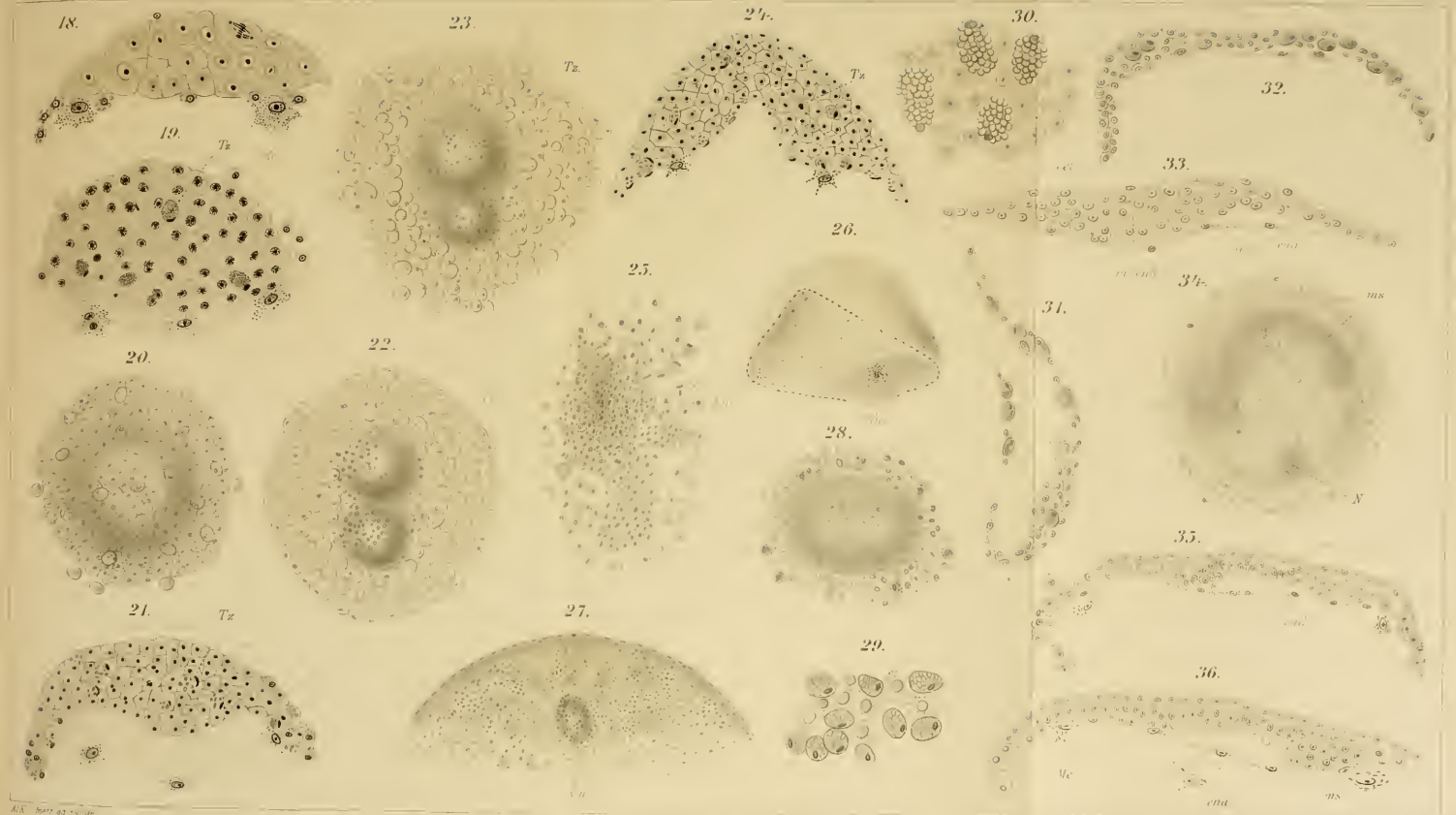

1
Praem H
Md.H.
Md.Schl
Mesect.
Mesect
Spr
2
Mesect.Pl.
Inf
Praem Zw
Ch.
Pl
D
3
Mes
Praem.H.
Mesect
4
Md.H
Praem H
Pl.
Mesect
5
Pl.
Praem H
Praem H
Pl
6
Pl.
Praem H
Pl.
7
Md H
G.cd
Pl
G.g
G.tac
Ohr
Spr
Hg
Praem H
8
Md.H.
Md.Schl
9
Md.H.
Md.Schl
10
Md.Schl
11
Md.H
12
Ch
D
Inf
Mesect
Ect
13
Ch
Praem Zw
Inf
Ect
Sin ceph.
14
Ch
Praem Zw
Inf
Sin ceph
Ect
D
15
Ch
Praem.Zw
Sin ceph
16
Ch
Praem Zw.
Inf
Ect.
17
Praem Zw
Sin ceph

1
Obl. sup.
Trig
R.ext
R.ext
2
Obl. sup.
G.cil
Md. H.
V.H.
3
Obl. sup.
Trig
R.ext
R.mand
Md. H.
Md. Schl.
Ch.
10
Sa
D
Praem. H.
11
Sa
Inf
Praem.
D
Praem. H
12
Inf
Praem.
D
Praem. H
13
Inf
D
Praem. H
Praem. Chiar
14
Praem. H
Praem.
4
R.ext
Sel
G.g.
G.cil.
5
Oc
Md. H
G.g.
G.fac
Spr
6
Obl. sup
Oc
R.ext.
Md. Schl
Add. m
7
Obl. sup
Md. H. R.ext
Oc
G.g.
G.fac
G.fac
Spr
8
R.ext
Md. H
9
Oc
Obl. sup
Add. m
R.ext
Spr
16
15
Inf
D
Praem. H
Praem.
18
17
Mes
Ch. Ent
Mes
D
D
19
Mes
Urw
Ch. Ent
Mes
D
D


1
Md.H.
IIIK.H
I.Spr
Md.Schl.
Praem H.
2
Obl.sup
Praem H.
R.ext.Md.H.
Obl.int
Add.m
Md.H.
4
Gg
Md.H
IIIK.H
I.Spr
Add.m
Praem H.
15
Oc
L
Pl
Md.H
Md.H
Praem.Zw.
3
R.ext.Md.H
Add.m
5
Gg
Praem H.
I.Spr
Add.m
Oc
16
Praem.Zw.
Oc
Pl.
Praem H
Md.H
6
Oculom.
G.cel
Praem.H.
Md.H.
R.max
R.mand
7
Oculom.
G.cel
Praem H
Md H
Int
8
Add.m
G.cel
Praem H.
Md H.
R.max.
R.mand.
Add.m.
Int.
14
Oc
Pl
Praem H
18
Pl
Praem H.
Md H
17
Oc
Pl.
Praem H
Md H
9
Pl.
Praem.H.
Md.H
Int
10
Int
Pl
Praem H
Md.H
Md H
11
Oc
Pl.
Praem.H
Add.m.
12
Oc
Pl
Praem.H.
Add.m
13
Oc
Pl.
Praem H.
19
Oc
Pl.
Praem H.
Md H.
Hyp
D
20
Md.H.
Gg
I.Spr
Pl.
Praem H.
Add.m

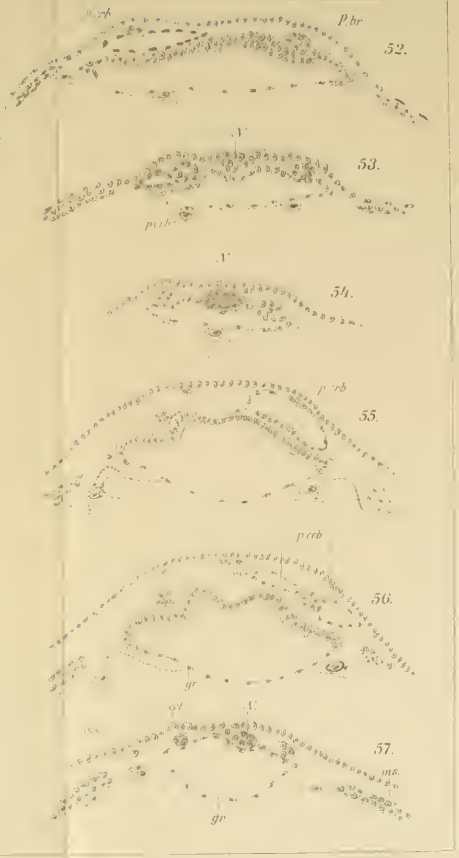


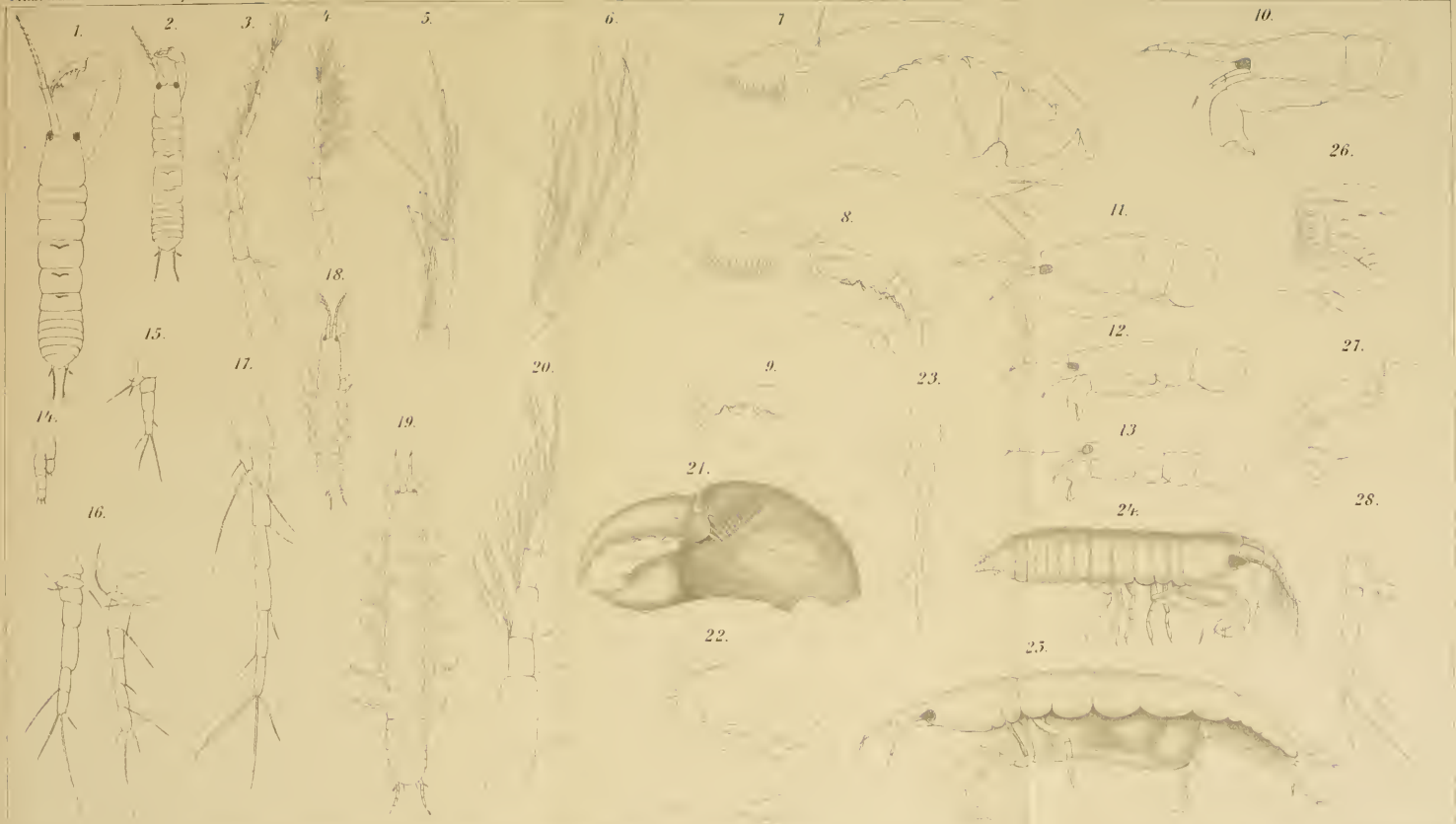

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.

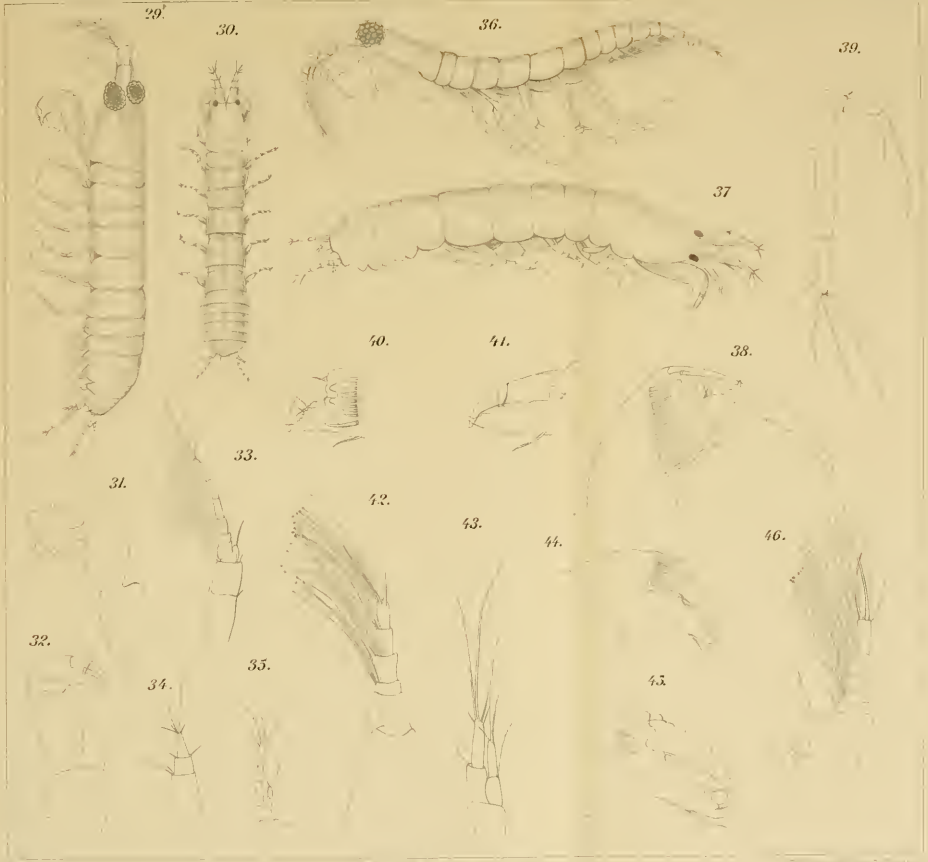

18.
19.
Tz
20.
21.
Tz
22.
23.
Tz
24.
Tz
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
ms
N
35.
36.
Vc
cna
ms

37.
ms
Mt
end
38.
39.
ms.
ms
Coel
40.
Mt
Coel
41.
ms
Pbr
Coel
42
Pbr
perc
43.
Coe
44.

Coel
45.
46.
gr
ms
perc
47.
Coel
48.
49.
Coel
ms.
Pbr
50.
perc
Pbr
ms
Pbr
51.


Pbr
Pbr
52.
53.
perb
54.
perb
55.
perb
56.
gr
gr
57.
ms.
gr

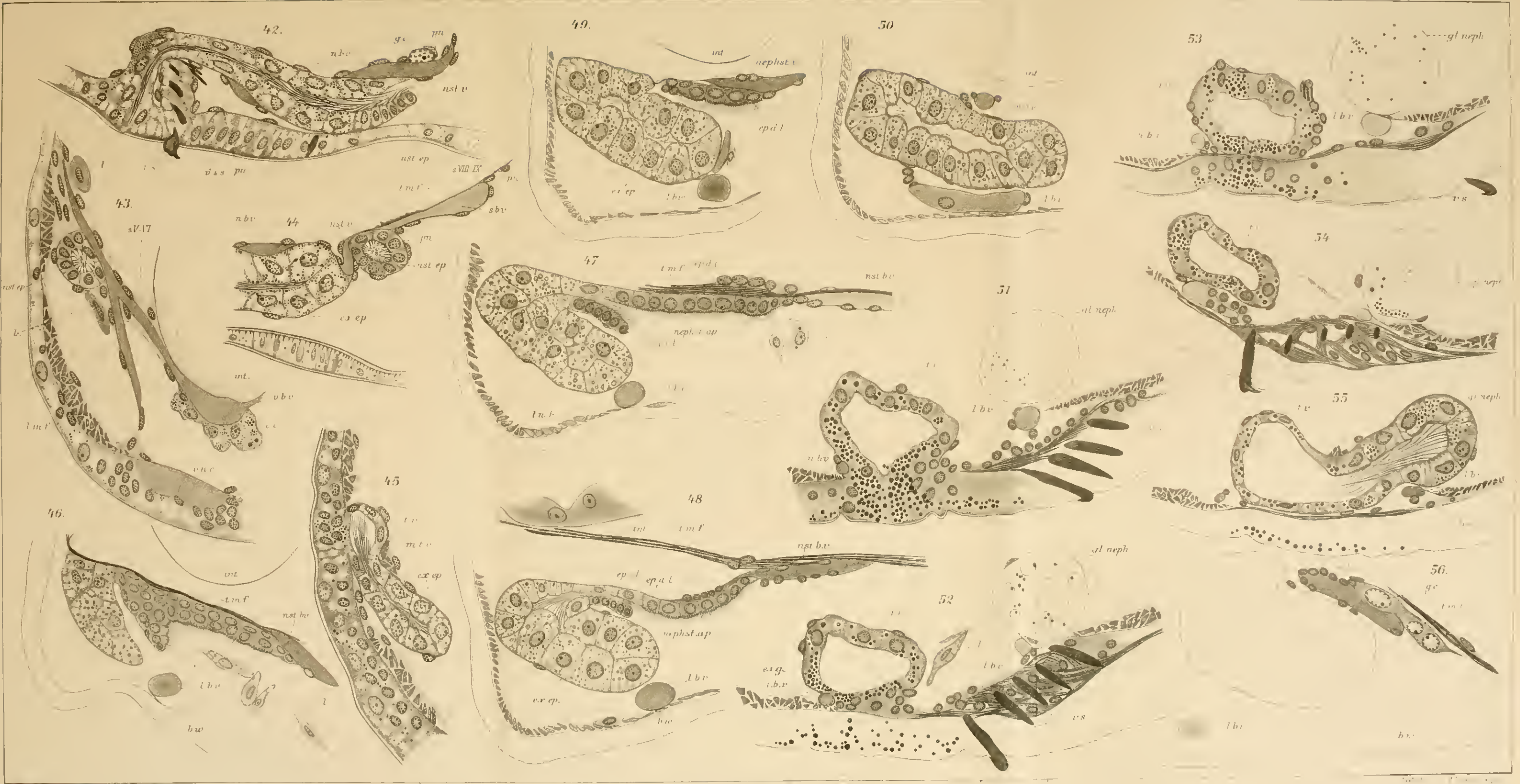

1.
2.
3.
4
5.
6.
7
10.
26.
8.
11.
12.
27.
23.
9.
13
28.
21.
24.
22.
25.
15.
17.
20.
14.
19.
18.
16.

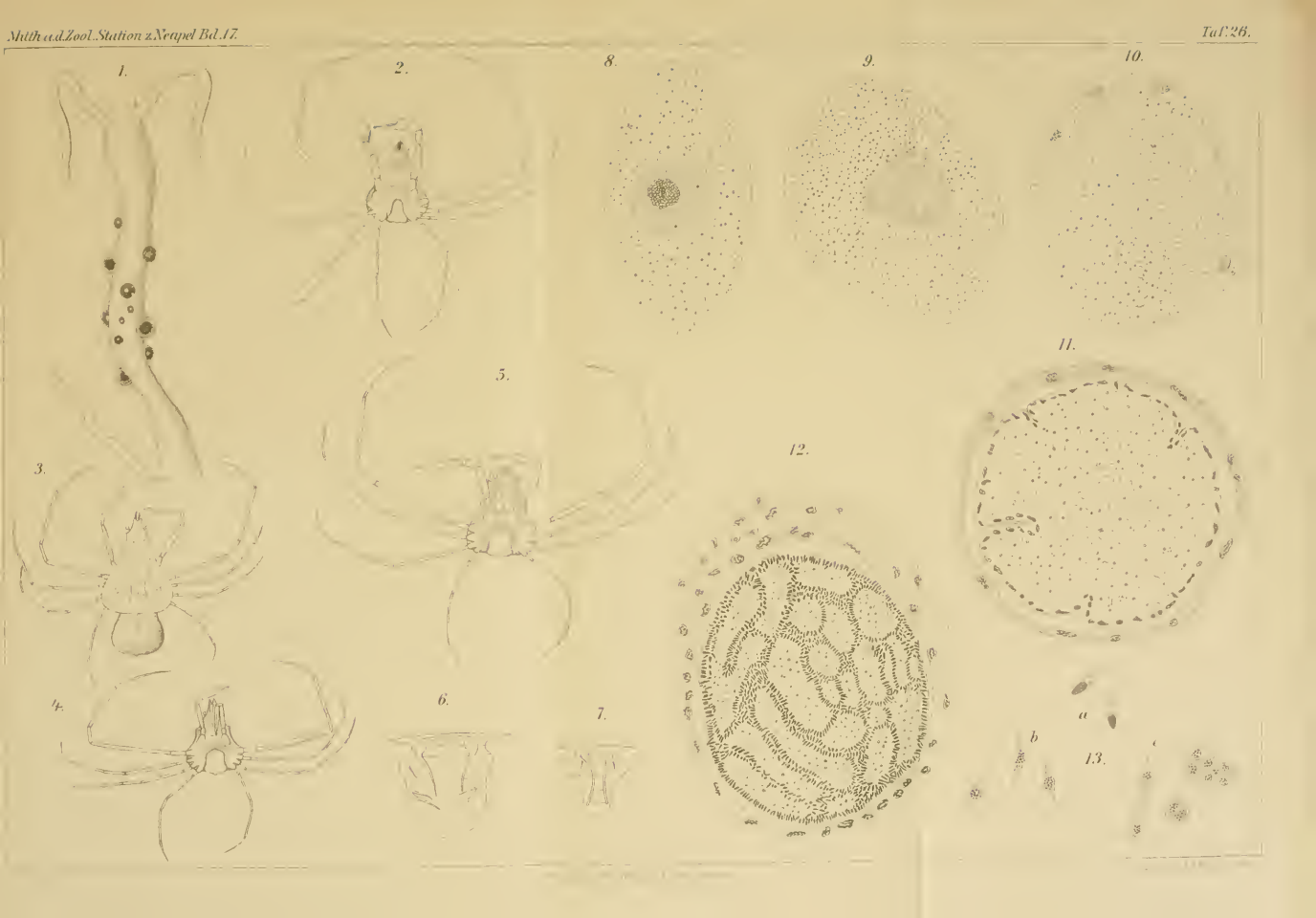

29.
30.
36.
39.
37
40.
41.
38.
33.
31.
42.
43.
44.
46.
32.
35.
34.
45.

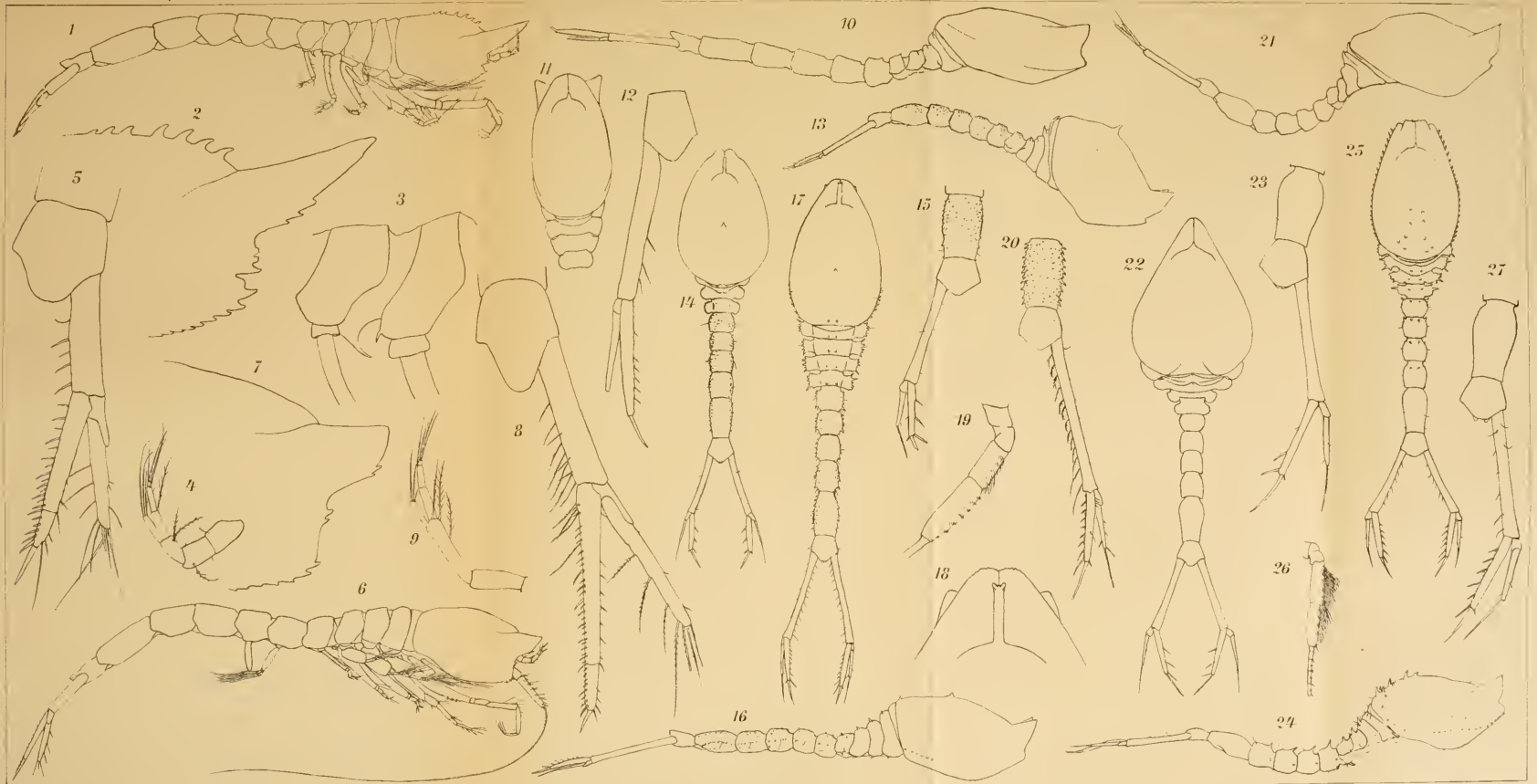
1.
2.
3.
4.
5.
6.
6a.
7
8.
9.
pdl
prost
pd
mth
pb
pb.
ts
gz
I
II
III
IV
V
VI
VII

10.
11.
12.
13.
14.
29.
30.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
31.

32.
33.
35.
38.
39.
34
36.
37.
40.
41.


42.
43.
44.
45
46.
47
48
49.
50
51
52
53
54
55
56.
nbv
nst v
nst ep
sVIII IX
sbv
sVII
nst ep
int.
vbv
tmf
cx ep
nephst ap
gl neph
lbv
epil
mtv
tmf
nst bv
nst bv
lbv
ex ep
rs
bw

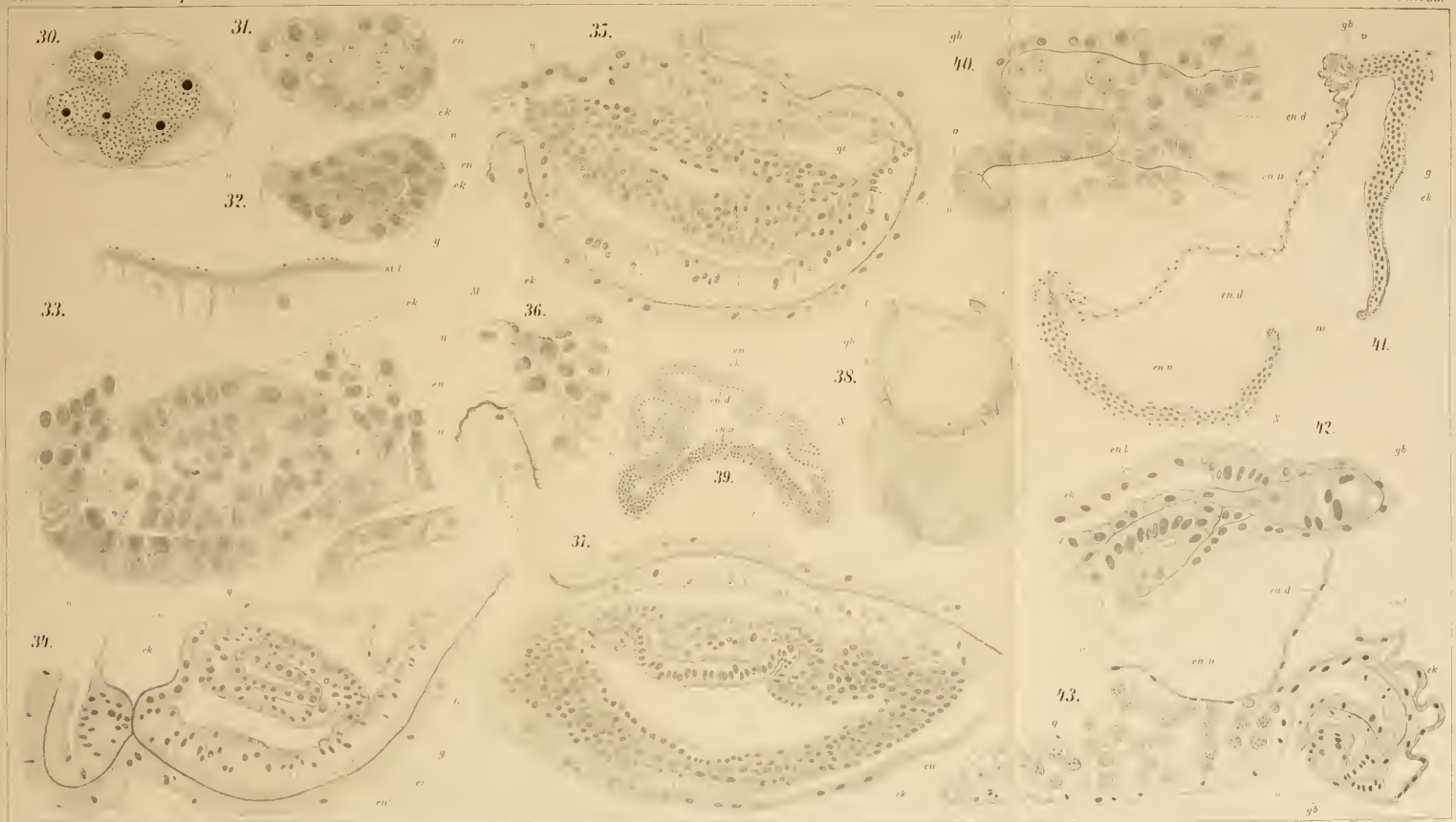

1.
2.
8.
9.
10.
5.
11.
3.
12.
4.
6.
7.
a
b
13.



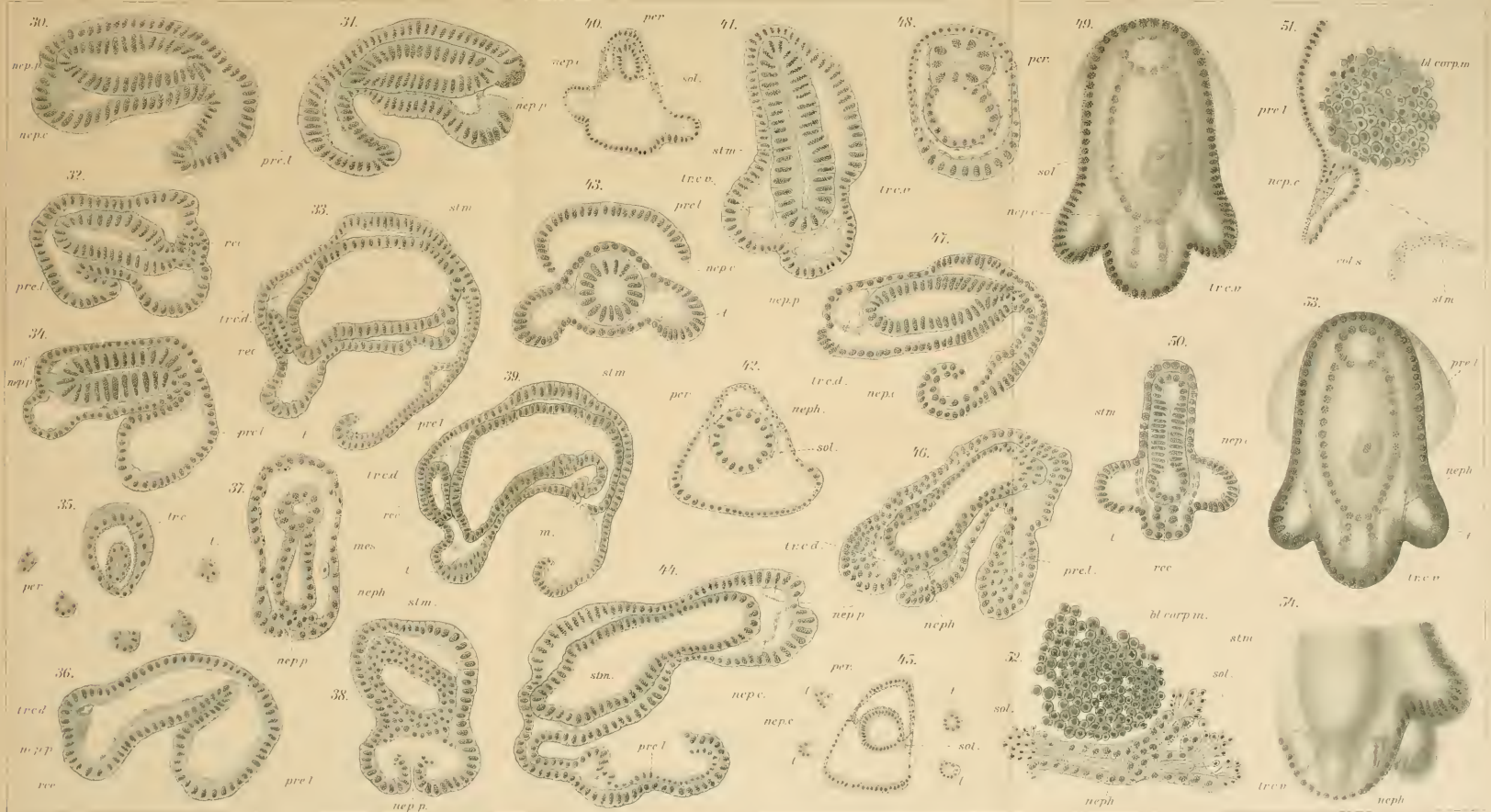
Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.

28
35
44
30a
30b
33a
33b
29
34
39
40
45
38
36
31
37
43
32
41
42a
42c
42b

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
A
B


30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.


30.
nep.p.
nep.c
31.
pre.l
40.
per.
nep.c
sol.
nep.p
41.
stm.
trc.v.
48.
trc.v
49.
per.
sol
nep.c
trc.v
51.
bl.corp.m
pre.l
nep.c
col.s
stm
32.
rec
pre.l
33.
stm
tr.e.d.
rec
pre.l
43.
pre.l
nep.c
nep.p
47.
tr.e.d.
nep.c
53.
pre.l
neph
trc.v
34.
m.
nep.p
pre.l
39.
stm
m.
42.
per.
neph.
sol.
50.
stm
nep.c
rec
35.
trc
per
37.
rec
mes.
neph
stm.
nep.p
46.
tr.e.d.
nep.p
neph
pre.l.
rec
54.
bl.corp.m.
stm
sol.
36.
tr.e.d
nep.p
rec
pre.l
38.
nep.p.
44.
sbn.
pre.l
nep.c
nep.c
45.
per.
sol.
52.
sol.
neph
trc.v
neph

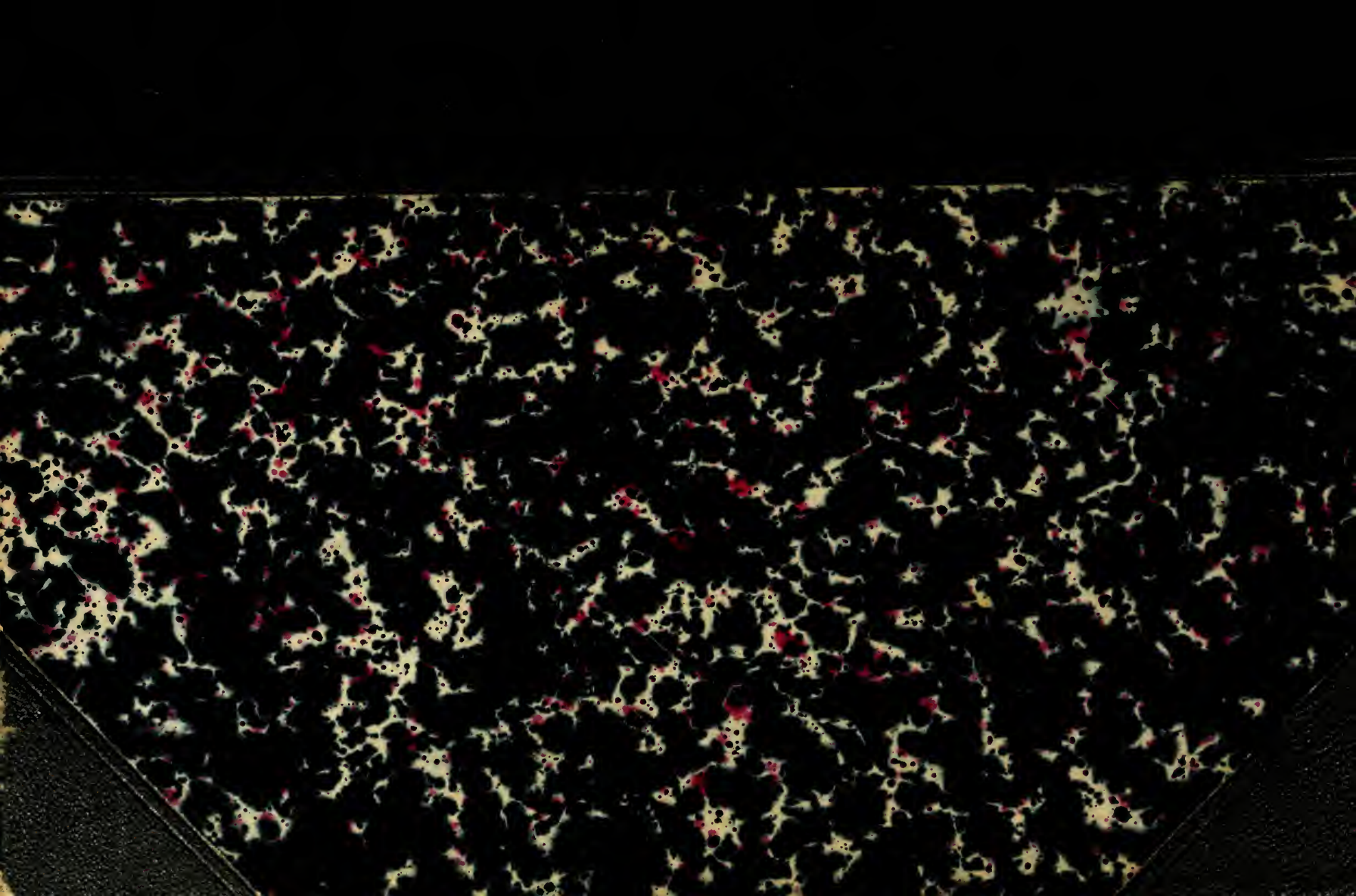
57.

55.

56.

58.

3 2044 106 267 62

Date Due

JUL 31 1984
DEC 31 1984
SEP 30 1985
FEB 28 1991
APR 30 1992